

*На правах рукописи*



**ЛАМЕХОВ Юрий Геннадьевич**

**ПРОСТРАНСТВЕННО – ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА  
КОЛОНИЙ ПТИЦ  
И БИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА**

03.02.04 – зоология

03.02.08 - экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Казань – 2010

Работа выполнена на кафедре зоологии Государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования  
«Пермский государственный педагогический университет»

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор,  
***Шураков Аркадий Иванович***

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор,  
***Константинов Владимир Михайлович***

доктор биологических наук, профессор,  
***Рябицев Вадим Константинович***

доктор биологических наук, профессор,  
***Рахимов Ильгизар Ильясович***

Ведущая организация: Институт проблем экологии и эволюции  
им. А.Н. Северцова РАН

Защита состоится «21» октября 2010 г. в 14.30 часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 при ФГАОУ ВПО «Казанский (Приволжский) федеральный университет» по адресу: 420008, Республика Татарстан, г. Казань, ул. Кремлевская, д.18 , главное здание, ауд. 211

Факс: (843) 238 – 76 – 01

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Казанского (Приволжского) федерального университета

Автореферат разослан «15» сентября 2010 г.

и размещен в сети Интернет на сайте ВАК [www.vak.ed.gov.ru](http://www.vak.ed.gov.ru)

Ученый секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук, доцент



Зелеев Р.М.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Изучение околоводных и водных видов птиц обуславливается рядом причин. Известно, что водоплавающие птицы являются важным компонентом водных биоценозов и играют заметную роль в функционировании биосферы (Кривенко, 1991). Несмотря на это обстоятельство, в течение последних 20 лет отмечается повсеместное сокращение численности водоплавающих птиц (Скокова, Виноградов, 1986).

Наиболее богатыми по количеству гнездящихся водоплавающих птиц являются лесостепные и степные озера. Изучение фауны водоплавающих птиц Южного Урала показало, что к этой группе относится 34 вида. Среди них есть экологически пластичные антропоотолерантные виды. К ним относятся кряква, чирки, красноголовые нырки и хохлатая чернеть. Несмотря на существование этих видов, общая численность водоплавающих птиц уменьшилась за последние 25 лет в 3–5 раз. Среди причин, приведших к этому – ухудшение экологического состояния водно-болотных угодий, которое выражается в нефтяном загрязнении, изменении гидрологического режима, использовании прибрежных участков для сельскохозяйственных нужд, и фактор беспокойства, проявляющийся часто в виде охоты (Маматов, 2006).

Среди птиц, обитателей водно-болотных угодий, есть колониально гнездящиеся виды, являющиеся представителями отрядов поганкообразные, веслоногие и ржанкообразные.

Черношейная поганка размножается на озерах лесостепных и степных районов, образуя колонии численностью до 500 пар. Такие же по величине колонии образуют на период размножения и озерные чайки. У черношейных поганок чаще отмечается гнездование в составе поливидовых колоний с озерными чайками (Захаров, 2006). Их совместное гнездование создает существенные удобства при проведении полевых наблюдений за гнездовой жизнью этих видов.

Колониальные птицы остаются объектом для исследования орнитологов. Перспективы исследований колониального гнездования птиц и задачи, стоящие перед орнитологами, связаны с разработкой вопросов адаптивного характера колониальности, структуры колоний, причин возникновения и эволюции колониальности у птиц (Зубакин, Рощевский, Ходков, 1983).

Изучение колониального характера гнездования птиц связано с исследованиями кладок яиц. Первоначальный интерес к птичьему яйцу был связан с эмбриологическими исследованиями (Гайсинович, 1961). В XX веке в связи с развитием птицеводства возросла актуальность исследований, проводимых на таком объекте, как яйцо, что привело к появлению биохимической эмбриологии (Романов, Романова, 1959); морфология яиц важна для развития классификации птиц (Флинт, 1993), а вопросы их раннего онтогенеза, решение которых неразрывно связано с яйцом, незаменимы в разработке общебиологических проблем (Общебиологическое значение изучения оологических материалов, 1993). Определенный уровень

исследований, проводимых на яйцах, позволил выделить в орнитологии новый самостоятельный раздел – оологию, одной из задач которой признается изучение морфологии птичьего яйца (Флинт, 1993). Ее возникновение стало возможным благодаря комплексным исследованиям по экологии раннего онтогенеза птиц, результаты которых представлены в виде монографии (Экология раннего онтогенеза птиц, 1985). Новая методика исследования, позволила получить эмпирический материал, ставший основой ряда обобщений: учение о факторах инкубации, описание овоадаптаций к контактному обогреванию, характеристика гетерогенности яиц и др. Яйцо стали рассматривать как систему, в которой протекает эмбриональное развитие под влиянием экологических факторов среды обитания.

Работы по изучению биологии гнездовой жизни птиц позволили использовать кладки в качестве индикаторов изменения экологических условий гнездования, при характеристике возрастной структуры популяций птиц и в других аспектах. Так, при изучении биологии гнездовой жизни колониальных видов птиц в качестве объектов использованы озерные чайки (Зубакин, 1977; Зубакин, Харитонов, 1981; Харитонов, 1981; 1983; 1989) черношейная поганка (Гордиенко, 1983), сизая чайка (Борисов, Болотников, 1992) и некоторые другие. Исследования проводились с описанием параметров гнезд, яиц и птенцов. С проблемой биологии гнездовой жизни колониальных видов птиц связан вопрос о структуре колониальных поселений. Один из вариантов описания структуры колонии заключается в выделении на территории колонии биологического центра и периферии (Coulson, White, 1960; Patterson, 1965; Борисов, Болотников, 1992). Известно, что биологический центр – наиболее предпочитаемая часть колонии, на территорию которой вселяются новые пары, но он не всегда совпадает с геометрическим центром (Coulson, White, 1960; Patterson, 1965; Burger, Shisler, 1980; Харитонов, 1981; Харитонов, 1983).

Изучение процессов, происходящих на территории биологического центра и периферии колонии, представляет интерес в сравнительном аспекте, так как периферия группового поселения в экологическом отношении является вариантом существования в экстремальных условиях (Яблоков, 1987). Выделение в пределах группового поселения биологического центра и периферии позволяет изучать биологию гнездовой жизни колониальных видов птиц, описывая основные параметры для разных участков в пределах колонии. Сравнение характеристик раннего онтогенеза по комплексу параметров позволит выяснить возрастную структуру колонии, что, по мнению С.С. Шварца (1965), важно для познания механизмов эволюционного процесса.

Колонии птиц и протекающие в них процессы представляют интерес с эволюционной точки зрения, т.к. в небольших совокупностях организмов быстрее протекают адаптивные преобразования (Dobzhansky, Ayala, Stebbins, 1977).

В условиях Южного Зауралья не проводились работы по изучению гнездовой жизни колониальных видов птиц на примере озерной чайки и черношейной поганки, что в определенной степени определило характер наших исследований.

**Цель исследования** – изучение пространственно-временной структуры и биологических аспектов раннего онтогенеза колониальных видов птиц на примере черношейной поганки и озерной чайки.

В **задачи** работы входило:

1. Изучение этапов формирования пространственно-временной структуры моновидовых и поливидовых колоний птиц.
2. Описание пространственно-временной структуры колоний птиц с учетом выделения в пределах колонии биологического центра, периферии и микроколоний.
3. Характеристика адаптивных особенностей гнезд озерной чайки и черношейной поганки с учетом этапа гнездовой жизни и положения гнезда в структуре колониального поселения.
4. Оценка темпа и длительности откладки яиц колониальных видов птиц в сравнительном аспекте для гнезд, расположенных в биологическом центре и на периферии колонии.
5. Описание морфологии яиц озерной чайки и черношейной поганки с учетом порядкового номера яйца в гнезде и расположения гнезда на территории колонии.
6. Анализ уровня неспецифического иммунитета в раннем онтогенезе колониальных видов птиц.
7. Характеристика эколого-этологических аспектов существования моновидовых и поливидовых колоний птиц и их роли в формировании и сохранении пространственно–временной структуры колоний.
8. Изучение биологических аспектов раннего онтогенеза озерной чайки и черношейной поганки с учетом порядковых номеров яиц и птенцов, а также положения гнезда в пределах колониального поселения.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Пространственно-временная структура поливидовых и моновидовых колоний птиц формируется по этапам.
2. Колониальное поселение птиц с точки зрения возрастного состава особей является гетерогенной совокупностью организмов.
3. Гнезда колониальных видов птиц – озерной чайки и черношейной поганки различаются по размерам в зависимости от стадии яйцекладки и положения гнезда в структуре колониального поселения.
4. Основные параметры яиц колониальных видов птиц различны в зависимости от порядкового номера яйца и положения гнезда в структуре колониального поселения.
5. Гетерогенность яиц озерной чайки и черношейной поганки проявляется по биохимическим показателям в зависимости от порядкового номера яйца и положения гнезда в структуре колониального поселения.
6. В поливидовой колонии, в отличие от моновидовой, между видами гнездящихся птиц устанавливаются биоценотические взаимоотношения, определяющие параметры поливидовой колонии.

**Теоретическая значимость и новизна исследования.** В результате многолетних полевых и лабораторных исследований изучена пространственно-

временная структура и эколого-эволюционные аспекты раннего онтогенеза колониальных видов птиц на примере черношейной поганки и озерной чайки. Выявлены этапы формирования поливидовой колонии птиц, включающие распределение гнезд в пределах биологического центра и периферии колонии. Описаны микроколонии как элементарные совокупности гнезд, лежащие в основе формирования колониального поселения птиц. Пространственно-временная структура поливидовой колонии птиц изучена со стадии моновидового биологического центра до стадии поливидовой периферии. Описание стадий формирования пространственно-временной структуры поливидовых и моновидовых колоний является существенным вкладом в разработку экологических проблем, связанных с изучением структуры и функционирования надорганизменных сообществ. Впервые удалось представить формирование колонии как процесс, протекающий в пространстве за определенный промежуток времени. Выделение этапов позволяет судить об экологических механизмах формирования и функционирования поливидовых и моновидовых колоний. Проведено сравнение биологических аспектов раннего онтогенеза при размножении птиц в биологическом центре и на периферии колонии. Выявлены статистически достоверные различия по параметрам гнезд, яиц, ритмичности откладки яиц, длительности инкубации и другим параметрам. Сравнение экологических параметров озерных чаек и черношейных поганок, размножающихся на разных участках колониального поселения, доказывает возрастную гетерогенность птиц одной колонии.

Комплексный подход к изучению биологических аспектов раннего онтогенеза колониальных видов птиц позволил оценить значение распределения гнезд на территории колонии в формировании и сохранении структуры колониальных поселений птиц. Впервые получены данные о параметрах раннего онтогенеза колониально гнездящихся видов птиц в сравнительном аспекте для биологического центра и периферии колонии. Результаты многолетних полевых исследований позволяют сделать выводы о закономерностях эколого-эволюционных процессов, происходящих в колонии.

Анализ экологических аспектов существования моновидовых и поливидовых колоний птиц проведен с использованием метеорологических приборов, позволивших оценить интенсивность действия абиотических факторов среды и сделать вывод о микроклиматических различиях в пределах колониального поселения птиц. Описаны эколого-этологические аспекты существования поливидовой колонии птиц с учетом биоценологических взаимоотношений между гнездящимися птицами.

**Практическая значимость.** Материалы исследования по изучению биологии гнездовой жизни озерной чайки и черношейной поганки и пространственно-временной структуры колоний птиц важны при прогнозировании и регуляции численности птиц в естественных экосистемах. Данные о характере размножения колониальных видов птиц на примере черношейной поганки и озерной чайки используются при мониторинге антропогенно трансформированных территорий.

Характер размножения и особенности протекания раннего онтогенеза озерной чайки и черношейной поганки являются индикатором состояния водных экосистем.

Положения диссертации используются в лекционных курсах и практических занятиях по теории эволюции, биологии, биологии с основами экологии на естественно-технологическом факультете Челябинского государственного педагогического университета. Также результаты исследований по биологии гнездовой жизни птиц вошли в содержание спецкурса «Актуальные проблемы орнитологии» и факультатива «Методы полевых зоологических исследований». Публикации автора диссертационного исследования применяются студентами факультета при выполнении курсовых и квалификационных работ.

Экологические аспекты исследования включены в содержание курсов «Общая экология», «Учение о биосфере» и «Прикладная экология», разработанных для проведения занятий в Региональном институте педагогического образования и дистанционного обучения.

Данные многолетних исследований по изучению пространственно-временной структуры и биологических аспектов гнездовой жизни колониальных видов птиц успешно применяются при проведении полевых практик по биологии, зоологии позвоночных животных, общей и прикладной экологии.

**Апробация работы.** Основные положения диссертационной работы обсуждались на орнитологических конференциях Волжско-Уральского региона (Свердловск, 1988; Оренбург, 1989), Всесоюзном совещании зоологов педвузов (Махачкала, 1990), Всесоюзной орнитологической конференции (Витебск, 1991); I Международном совещании по оологии (Липецк, 1993), 3-ей Международной конференции «Экология и охрана окружающей среды» (Владимир, 1996), конференции по итогам научно-исследовательских работ преподавателей, сотрудников и аспирантов (Челябинск, 1996; 1998; 2001; 2002; 2003), конференции «Проблемы экологии и экологического образования Челябинской области» (Миасс, 1997; Челябинск, 2000; 2001; 2008), научно-практической конференции «Десятилетие природоохранной службы Российской Федерации. Проблемы. Решения. Перспективы» (Челябинск, 1998), конференции «Экологическая культура и безопасность России» (Челябинск, 1998), Всероссийской конференции «Проблемы экологии и экологического образования: состояние, пути решения» (Красноярск, 1998), IV региональной конференции «Животный мир Южного Урала и северного Прикаспия» (Оренбург, 2000); I и II региональных конференциях «Адаптации биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды» (Челябинск, 2001; 2002), II Международной орнитологической конференции «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии» (Улан-Удэ, 2003), III Международной конференции «Актуальные проблемы оологии» (Липецк, 2003), Всероссийской конференции «Адаптации биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды» (Челябинск, 2004; 2002), I, II Международной конференции «Адаптации биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды» (Челябинск, 2006; 2008), III Международной

орнитологической конференции «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии» (Улан-Удэ, 2006), Международной конференции «Проблемы биологии, экологии и образования: история и современность» (Санкт-Петербург, 2006), XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Ставрополь, 2006), Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных» (Томск, 2006), межвузовской конференции «Экологические проблемы Зауралья» (Ишим, 2007), Всероссийской конференции «Изучение птиц на территории Волжско-Камского края» (Чебоксары, 2007), Пятой Всероссийской конференции «Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах» (Новосибирск, 2008), Международной конференции «Культура и образование как фактор развития региона» (Ишим, 2008), Международная конференция «Современные проблемы экологии и экологического образования» (Орехово-Зуево, 2009), II Международной конференции «Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных» (Саранск, 2009), Всероссийской конференции «Инновационные процессы в области химико-педагогического и естественнонаучного образования» (Оренбург, 2009).

**Публикации.** По теме диссертации опубликована монография «Гнездовая жизнь озерной чайки и черношейной поганки на Южном Урале» (доля участия автора – 100%), 90 работ, в том числе 9 статей в изданиях, рекомендованных ВАК.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 9 глав, выводов, списка цитируемой литературы. Диссертация изложена на 337 страницах и проиллюстрирована 41 рисунком и 131 таблицей. Список цитируемой литературы включает 340 наименований работ, в том числе 34 на иностранных языках.

**Личное участие автора в получении научных результатов.** Личный вклад соискателя заключается в разработке идеи, определении и проведении научного поиска, в постановке цели, задач, в подготовке программы исследований, планировании, в выборе методов исследований, постановке и проведении экспериментов, в статистической обработке и интерпретации полученных результатов.

**Благодарности.** Работа над диссертацией сопровождалась поддержкой глубокоуважаемых коллег, которым я выражаю искреннюю признательность. Особую благодарность мне хотелось бы выразить своему первому научному руководителю доктору биологических наук, профессору Антону Михайловичу Болотникову (1914-1994гг.), под руководством которого были выполнены первые исследования по изучению гнездовой жизни колониальных видов птиц. Глубоко благодарен научному консультанту, доктору биологических наук, профессору Аркадию Ивановичу Шуракову за руководство исследованиями по изучению пространственно-временной структуры поливидовых колоний у птиц. Выражаю слова признательности доктору биологических наук, профессору Вадиму Константиновичу Рябицеву за многолетнюю поддержку моей работы, своевременные советы и рекомендации по проведению полевых исследований. Искренне благодарю кандидата биологических наук, профессора Николая



Антоновича Литвинова за всестороннюю поддержку и советы при работе над монографией и коллектив возглавляемой им кафедры зоологии Пермского государственного педагогического университета за активное участие в обсуждении содержания диссертации. Глубоко признателен и благодарен за многолетнюю поддержку и всестороннюю помощь на всех этапах выполнения работы ректору Челябинского государственного педагогического университета, профессору Виталию Викторовичу Латышину.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования биологии гнездовой жизни озерных чаек (*Larus ridibundus* L., 1760) и черношейных поганок (*Podiceps nigricollis* C.L. Brehm, 1831) (Степанян, 1975) проведены в поливидовой колонии, формирующейся на оз. Курлады, в окрестностях г. Копейска Челябинской области и моновидовой колонии оз. Смолино из окрестностей г. Челябинска. Полевые и лабораторные исследования выполнены с 1988 г. по 2007 г. Результаты исследований по биологии гнездовой жизни колониальных видов птиц явились основой для описания пространственно-временной структуры поливидовых поселений птиц и анализа эколого-эволюционных аспектов раннего онтогенеза озерных чаек и черношейных поганок.

**Методы физико-географического и радиоэкологического описания гнездовых биотопов.** При физико-географическом описании участка оз. Курлады, проанализированы такие параметры как географическое положение, характер береговой линии, преобладающий вид грунта и другие. Описание озера проведено по общепринятой методике (Тессман, 1975). Доза действия абиотических факторов среды определялась инструментально, по общепринятой методике (Сапожникова, 1950; Новиков, 1953; Волошина и др., 1975; Кобышева, Наровлянский, 1978). Использовались ртутный термометр, психрометр Ассмана и ручной анемометр. Температуру воды и воздуха, относительную влажность воздуха и скорость ветра измеряли на разных участках: в биологическом центре колонии, на периферии колониального поселения и открытом пространстве озера. Измерения метеорологических показателей проводилось в течение светлого времени суток, через каждые три часа. По полученным результатам вычислялись средние значения показателей.

Район очистных сооружений оз. Курлады, в котором формировалась поливидовая колония с 1992 г., отличается от других участков озера максимальной степенью антропогенного воздействия. В лабораторных условиях проводились анализы воды на кислотно-щелочной показатель и окислительно-восстановительный потенциал при помощи рН-метра. В воде из района колонии определены концентрации цинка дитизиновым методом, меди с диэтилдитиокарбонатом натрия, а кобальта при помощи нитрозо-R-соли (Лурье, Рыбникова, 1974).

При изучении уровня радиационного фона в гнездовом биотопе поливидовой колонии, пробы для анализов были взяты в 2004 г. Использование образцов

материала проводилось в радиологической лаборатории. Отбор и подготовка объектов для проведения анализов осуществлялись по общепринятой методике (Марей, 1980). Измерение цезия – 137, тория – 232, радия – 226, калия – 40 и радона – 222 проводилось на сцинтилляционном гамма-спектрометре с использованием программного обеспечения «Прогресс». Измерение стронция-90 и суммарной объемной активности бета-излучающих радионуклидов проводилось на сцинтилляционном бета-спектрометре с использованием программного обеспечения «Прогресс». Суммарная объемная активность альфа-излучающих радионуклидов измерена на сцинтилляционном альфа-радиометре с использованием программного «Прогресс». Мощность экспозиционной дозы гамма-излучения измерена прибором ДРГ-01-Т1.

**Методы описания надводной растительности в гнездовом биотопе.** На оз. Курлады гнезда озерных чаек и черношейных поганок располагались среди зарослей тростника обыкновенного. В гнездовом биотопе оз. Смолино преобладает рогоз широколистный. При наблюдении за состоянием надводных растений, регистрировались: дата появления первых ростков, первого листа и дата, в которую растения в год наблюдений достигают по высоте растения предыдущего года. Проведено сравнение экземпляров тростника обыкновенного из биологического центра и периферии колонии по высоте, диаметру стебля, количеству листьев на растении и площади листовой пластинки. Степень развития растений тростника обыкновенного из района очистных сооружений и с участка, удаленного от этого района, сравнивалась по высоте. Плотность растительности в пределах колонии определена путем подсчета количества растений на единице площади.

**Полевые методы и методические приемы изучения гнездовой жизни колониальных видов птиц.** Прилет птиц в район гнездования устанавливался при ежедневных наблюдениях, которые проводились с 15–20 марта, т.к. раньше этой даты за все годы исследований появление перелетных видов птиц не отмечалось. Видовая принадлежность птиц определялась визуально. Производился подсчет количества особей каждого вида и отмечался характер их распределения. При изучении биологии гнездовой жизни колониальных видов птиц все параметры измерялись в пределах биологического центра и периферии поселения. Биологическим центром считали ту часть колонии, в которой появлялись первые гнезда, и впоследствии формировалось поселение с максимальной плотностью гнезд. Биологический центр - наиболее предпочитаемая часть колонии, в которую вселяются новые пары. Учитывалось также, что биологический центр колонии не всегда совпадает с геометрическим центром (Coulson, White, 1960; Patterson, 1965; Burger, Shisler, 1980; Харитонов, 1981; Харитонов, 1983). Изучение гнездовой жизни и биологических аспектов гнездовой жизни колониальных видов птиц проводили по методике А.М. Болотникова (Болотников и др., 1985). Гнезда обоих видов птиц измеряли по высоте надводной части, диаметру гнезда и лотка, а так же глубине лотка. Измерения проводили при появлении первого яйца и при заверченной кладке. Состав строительного материала гнезда и способ фиксации гнезда в пределах колонии определялись визуально.

Морфология яиц описана с учетом ряда характеристик. Окраска скорлупы оценивалась по шкале цветов А.С. Бондарцева (1954). Особенности рисунка на скорлупе яиц озерной чайки охарактеризованы через подсчет количества поверхностных и глубинных пятен в трех областях скорлупы: в области тупого конца, экватора и острого конца. Количество пятен подсчитывали на единице площади, а длину и ширину измеряли штангельциркулем. По шкале цветов А.С. Бондарцева определялась окраска строительного материала гнезда. Массу, длину и диаметр яиц определяли в день снесения. Взвешивание яиц проводили с точностью до 0,1 г, а размеры снимали с точностью до 0,1 мм. Изучаемые яйца метили быстро сохнущей краской. Индекс формы яиц вычисляли как отношение диаметра к длине яиц, выраженное в процентах.

При изучении ритмичности откладки яиц гнезда осматривали ежедневно во второй половине дня. Появившиеся яйца метили краской, а в дневнике делали соответствующие записи. Так, запись – «111» – означает, что ежедневно, в течение трех суток в гнезде появилось по одному яйцу, а запись – «1011» - расшифровывается как наличие двухсуточного интервала между появлением в гнезде первого и второго яйца. Длительность яйцекладки выражалась в сутках. Величина завершенной кладки соответствует количеству яиц в гнезде, которое не увеличивалось в течение недели. Выбран недельный срок, т.к. он достоверно превышает интервал между откладкой яиц.

В соответствии с принятой методикой описания гнездовой жизни птиц (Болотников и др., 1985) выделяются следующие периоды: яйцекладка, собственно насиживание, вылупление птенцов. Яйцекладке соответствует интервал времени от снесения птицей первого яйца до завершения кладки. Под собственно насиживанием принимается промежуток времени от откладки последнего яйца до вылупления первого птенца. Длительность вылупления птенцов – интервал от вылупления первого птенца до вылупления последнего птенца. Яйцекладка, собственно насиживание и вылупление птенцов составляют длительность насиживания. Названные периоды в гнездовой жизни описывались в сутках для гнезд из биологического центра и периферии колонии. Длительность инкубации каждого яйца определена как промежуток времени от откладки яйца до вылупления птенца. В процессе инкубации происходило уменьшение массы яиц, которое определялось путем повторных взвешиваний в дату появления трещин на скорлупе яйца.

Птенцов описывали в 0-суточном возрасте, т.е. после вылупления и обсыхания. Определяли их массу, размах крыльев, длину клюва, цевки и среднего пальца (Стравинский, 1966; Познанин, 1979).

**Лабораторные методы исследования.** В лабораторных условиях проведены анализы на содержание воды в жидком, густом белках и желтке. Белковые оболочки яиц проанализированы на содержание лизоцима. Скорлупа яиц черношейной поганки описана по толщине и количеству пор в области тупого конца, экватора и острого конца. Содержание воды в компонентах яиц определяли весовым методом. Белковые навески высушивали в сушильном шкафу при температуре 100-105°C, а навески

желтка при температуре 50-60°C (для предотвращения окисления жиров) до постоянной массы. Содержание воды вычислялось по уменьшению массы навески на аналитических весах (Спутник химика-пищевика, 1936; Асатиани, 1956). Концентрация лизоцима в жидком и густом белках определена методом диффузии в агаре (Бухарин, Васильев, 1974). При проведении анализов использовали агар Дифко, ацетоновый порошок микроорганизма *Micrococcus lysodeicticus* и водные растворы лизоцима. Использованный метод основан на способности лизоцима растворять оболочки бактериальных клеток. По диаметру зоны лизиса и калибровочной кривой вычислялась концентрация лизоцима в изучаемых пробах материала. При описании скорлупы яиц черношейной поганки толщину определяли при помощи микрометра. Для подсчетов количества пор скорлупу обрабатывали 1% спиртовым раствором метиленовой сини. Спиртовая краска, высыхая, приводила к появлению точек на скорлупе, количество которых соответствовала количеству пор (Болотников и др., 1985).

**Математическая обработка результатов.** Данные, полученные в ходе полевых и лабораторных исследований, обрабатывались при помощи компьютерной программы Microsoft Office Excel. Часть полученных данных обработана математически с использованием микрокалькулятора с программным обеспечением. В процессе математической обработки вычислены стандартные параметры вариационного ряда: средняя арифметическая величина ( $\bar{x}$ ), среднее квадратическое отклонение ( $\sigma$ ), ошибка средней арифметической ( $m$ ), коэффициент вариации ( $\nu$ ). Для оценки степени связи между признаками рассчитывался коэффициент корреляции ( $r$ ). Статистическая достоверность различий между средними арифметическими величинами устанавливалась по t-критерию Стьюдента (Лакин, 1990).

**Изучение пространственно-временной структуры поливидовых и моновидовых колоний.** При изучении пространственно-временной структуры колониальных поселений птиц проводились ежедневные наблюдения за размещением гнезд. Гнезда метились этикетками. Благодаря ежедневным осмотрам формирующейся колонии выделялись: одиночные гнезда, микроколонии, биологический центр, периферия и субколонии. Одиночные гнезда метились при появлении на первых этапах формирования колонии, расположение этих гнезд наносилось на схему распределения тростниковой растительности. Ежедневно регистрировалось появление гнезд в окрестностях первых одиночных гнезд. От первого гнезда, до появившихся позднее, определяли расстояние и угол, под которым располагается прямая линия, соединяющая гнезда. Выделенные таким способом совокупности гнезд получили статус микроколоний. Наблюдения за формированием микроколоний проводились на всех участках колониального поселения, с начала формирования колонии до завершения процесса размножения.

Как в биологическом центре колонии, так и на периферии регистрировались даты появления первого яйца, первой завершенной кладки, первых птенцов и даты

завершения процесса размножения. При изучении фенологии процессов, происходящих в колонии, в качестве одной из характеристик, определялось количество завершенных кладок и динамика этого процесса. После завершения формирования биологического центра и периферии колонии, определялись расстояния между гнездами. При этом выбирались пары для проведения измерений: между ближайшими гнездами озерных чаек, ближайшими гнездами черношейных поганок, а также расстояние между гнездами озерных чаек и черношейных поганок.

Объем материала, собранного в гнездовых биотопах озёр Курлады и Смолино: при изучении гнездовой жизни озерной чайки описано 749 гнезд, 1628 яиц и 567 птенцов; по черношейной поганке – 497 гнезд, 2369 яиц и 408 птенцов.

Уровень неспецифического иммунитета определялся по 160 анализам на содержание лизоцима в яйцах озерной чайки и 278 анализам на содержание лизоцима в яйцах черношейной поганки. При определении содержания воды использовано 61 яйцо озерной чайки и 216 яиц черношейной поганки.

## **ГЛАВА II. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ.**

Озера Курлады и Смолино, на которых формировались колониальные поселения птиц, согласно административному делению располагаются на территории Челябинской области, которая находится в пределах Южного Урала. Оз. Смолино находится в той части лесостепи, которая с географической точки зрения относится к территории Урала, а оз. Курлады - на территории Южного Зауралья. Оз. Смолино занимает площадь 2170 га при глубине 1,5 м, вода слабосоленая. Заращение поверхности достигает 3%. Оз. Курлады занимает площадь в 5000 га, его глубина 4 м, вода в нем пресная. Заращение поверхности достигает 60% (Матвеев, 2002).

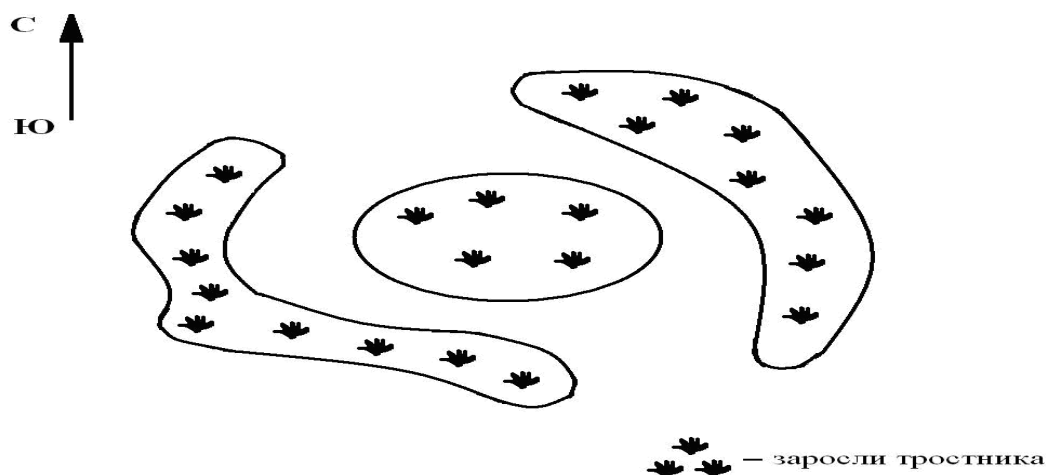
## **ГЛАВА III. ФОРМИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННО – ВРЕМЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОЛИВИДОВОЙ КОЛОНИИ ПТИЦ**

**Прилет в район гнездования.** На оз. Курлады первые прилетевшие озерные чайки появляются в конце марта – первой половине апреля. Средняя дата прилета за период 1988–2006 гг. – 8 апреля. По нашим наблюдениям, самая ранняя дата прилета – 29.03.04, а самая поздняя – 14.04.89. Прилет в район гнездования происходит до вскрытия озера, эта особенность отмечается в некоторых источниках (Бородулина, 1960; Вискне, 1988). Черношейные поганки мигрируют стаями по 5–25 особей (Молодовский, 2001). Средняя дата прилета в район гнездования, по нашим данным 1988–2006 г.г. – 19.04. Самый ранний срок прилета – 11.04.89 г., а самый поздний – 29.04.03 г. Птицы этого вида прилетают в район гнездования после вскрытия озера. Исключением явился 1989 г., когда птицы прилетели 11.04.89 г., а озеро вскрылось 06.05.89 г. Черношейные поганки держались по береговым проталинам, среди зарослей тростника. Во время их прилета озера Урала, по литературным данным (Андреева, 1973), находятся в состоянии весеннего нагревания воды 0°C +2°C, которое длится с 10.04 по 30.04. Средняя температура воздуха во второй декаде апреля составляет +3,0°C, а в третьей достигает +6,1°C (Манторова, Вражнов, 2003).

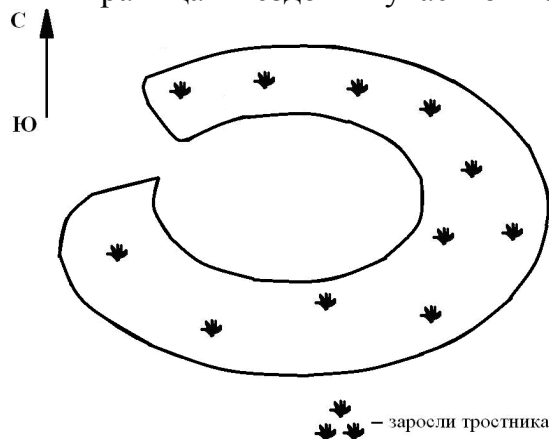
**Место для колонии и факторы, влияющие на его выбор.** Главным моментом предгнездового периода является выбор места для размножения в пределах озера, который зависит от действия абиотических и биотических факторов среды.

За период наблюдений с 1988 по 2007гг. отмечено несколько вариантов размещения поливидовой колонии птиц. В 1988–1990 гг. колония формировалась в «зоне покоя», где запрещены охота и рыбалка. Территория, на которой размещались гнезда обоих видов, включала несколько участков, заросших тростником (рис. 1). В 1991г. положение колонии изменилось: она сместилась в юго-западном направлении. На новом участке сформировалось поливидовое поселение птиц, занявшее территорию, показанную на рис. 2. За период размножения в 1991г. озёрные чайки и черношейные поганки разместили гнезда на зарослях тростника, расположенных в форме кольца. Центральная часть территории была свободна от тростниковой растительности.

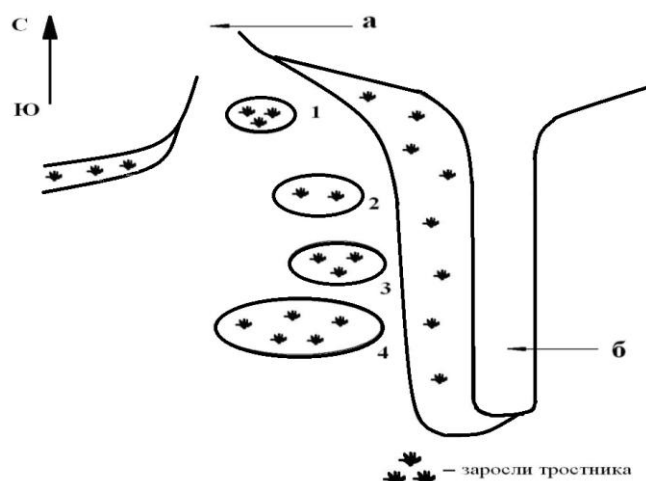
С 1992г. и по настоящее время поливидовая колония формируется в районе очистных сооружений, расположенных в районе западной части озера. В процессе формирования колонии птицы занимают несколько участков, заросших тростником. Ее общий вид представлен на рис. 3.



**Рис. 1.** Территория поливидовой колонии птиц в «зоне покоя» на оз. Курлады: сплошная линия – граница гнездовых участков колонии



**Рис.2.** Территория, на которой размещалась колония в 1991г.



**Рис.3.** Участок в районе очистных сооружений: а – место слива воды из очистных сооружений; б – насыпь; 1, 2, 3, 4 – группировки птиц, входящие в колониальное поселение.

Таким образом, за период с 1988г. по 2006г. выявлено три варианта размещения колонии на территории оз. Курлады. Во всех случаях ее формирование происходило среди зарослей тростника, чередующихся с участками озера без растительности. В пределах группового поселения эта особенность проявляется в разных масштабах: вокруг совокупностей гнезд разной величины, разместившихся на зарослях тростника, выделяются участки водной поверхности без растительности.

**Этапы формирования колонии с точки зрения пространственно-временного подхода.** Первый этап формирования колонии – моновидовой биологический центр. Началом строительства колониального поселения из озерных чаек и черношейных поганок является размещение одиночных гнезд озерных чаек на территории будущей колонии. По литературным данным (Виксне, 1968) у озерных чаек первыми приступают к размножению особи старших возрастных групп. Кроме того, известно, что первыми на месте гнездования прилетают старые особи (Птушенко, 1948; Виксне, 1968; Мельников, 1998). Первая стадия формирования пространственно-временной структуры колонии – стадия одиночных гнезд, диффузно распределенных на территории, где впоследствии будет размещаться колония. Стадия одиночных гнезд проявляется в процессе формирования, как моновидовой, так и поливидовой колонии.

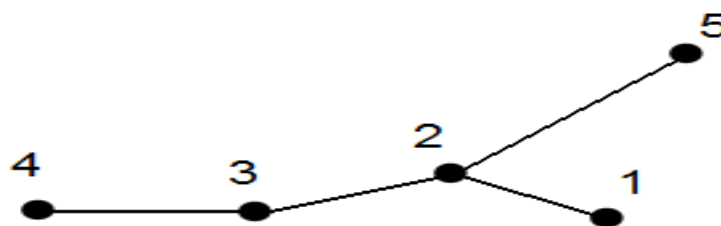
Схема распределения первых гнезд на территории будущей колонии представлена на рис. 4.

На следующей стадии формирования колонии образуются микроколонии. По данным С.П. Харитонova (1981), микроколонии озерных чаек состоят обычно из 2–5 или 3–4 гнезд. В микроколонии может достигаться большая синхронность откладки яиц и вылупления птенцов. Иногда в ходе сезонного размножения микроколонии увеличиваются по количеству входящих в них гнезд. Микроколонии строятся сначала вокруг первых гнезд, появившихся еще в апреле. Позднее появляются новые гнезда, дающие начало новым микроколониям. Размещение гнезд вокруг гнезда-основателя происходит на определенном расстоянии, в разных направлениях и в определенной последовательности.



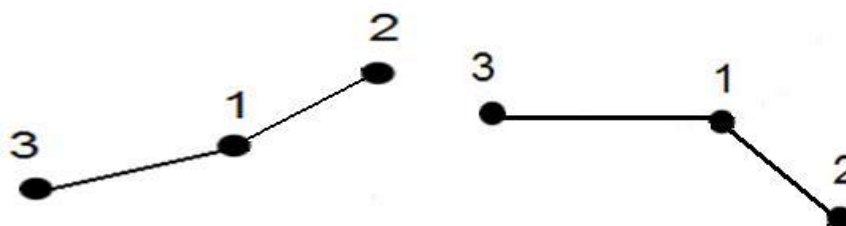
**Рис. 4.** Распределение первых гнезд в колонии на оз. Курлады (2003г.)

В ходе многолетних наблюдений выявлено несколько вариантов размещения гнезд в пределах микроколонии. На рис. 5 точками показано расположение гнезд, входящих в микроколонию. Цифры соответствуют последовательности появления гнезд. При составлении схемы учтено взаимное расположение гнезд и угол размещения линий, соединяющих центр гнезд.



**Рис.5.** Расположение гнезд в микроколонии

Расстояние между первым и вторым гнездом равно 0,8 м, а угол наклона оси, соединяющей гнезда, составляет  $320^\circ$ . После появления гнезда №2, на расстоянии 0,8 м от него началось строительство гнезда №3, под углом  $220^\circ$ . Четвертое гнездо удалено от гнезда №3 на расстояние 0,9 м, при угле наклона линии соединения в  $240^\circ$ . На завершающем этапе строительства описываемой микроколонии сформировалось гнездо №5, координаты которого определены по отношению к гнезду №2: расстояние от гнезда №2 до гнезда №5 составляло 2 м, а угол по отношению к оси север-юг –  $50^\circ$ . На рис.6 представлены другие варианты расположения гнезд, входящих в состав микроколоний.



**Рис. 6.** Взаимное расположение гнезд в микроколонии озерных чаек



В итоге – для описанных микроколоний характерны определенная временная последовательность в строительстве гнезд и их пространственное размещение.

При формировании моновидовой колонии, в разных частях колониального поселения, строятся микроколонии. В составе поливидовой колонии сначала появляются микроколонии озерной чайки, а затем, через стадию одиночных гнезд микроколонии черношейных поганок. При формировании микроколоний у птиц этого вида, как и у озерных чаек, вокруг гнезда-основателя размещались гнезда, входящие в состав микроколонии. Однако при изучении микроколоний черношейных поганок выявлены следующие отличия: – в пределах колонии чаще выявляются гнезда, которые не удастся однозначно отнести к какой-либо микропопуляции; – на характер распределения гнезд черношейных поганок влияет распределение гнезд озерных чаек. Таким образом, микроколония, как совокупность гнезд, является второй, по времени формирования структурой, входящей в состав колонии птиц. Процесс формирования микроколонии протекает в течение определенного времени и приводит к пространственному распределению гнезд. Этот участок колонии располагается на территории, занятой первыми гнездящимися птицами. Элементарной структурной единицей биологического центра является микроколония. Процесс формирования микроколоний, по многолетним данным, происходит у озерной чайки до конца мая, а у черношейной поганки до 10–15 июня. В итоге биологический центр моновидовой колонии формируется раньше, чем поливидовой. С течением времени происходят два явления: увеличение плотности гнездования птиц и увеличение территории, на которой размещается биологический центр колонии. Увеличение плотности гнездования в процессе формирования колонии озерных чаек, по мнению С.П. Харитонова (1981), может быть связано со стремлением птиц селиться ближе к гнезду соседа и давлением со стороны чаек, которые находятся в промежутках между группами. Одной из причин, приводящих к увеличению площади, занимаемой колонией, является описанная С.П. Харитоновым (1981) способность птиц к экспансии – попыткам расширять занимаемую территорию.

Второй этап формирования поливидовой колонии – появление поливидового биологического центра. Третий этап – формирование моновидовой периферии, который сменяется четвертым этапом – поливидовой периферией.

Формирование колонии на каждом из этапов сопровождается изменением количества гнезд.

Данные по динамике количества гнезд с завершенной или незавершенной кладкой, полученные при изучении гнездовой жизни озерной чайки и черношейной поганки в сравнительном аспекте для биологического центра и периферии колонии позволяют сделать следующие выводы:

- в поливидовой колонии, на территории биологического центра и периферии в течение всего периода размножения изменяется количество гнезд, с незавершенными и завершенными кладками;
- у озерной чайки и черношейной поганки динамика количества гнезд с разным количеством яиц определяются процессами завершения кладки и элиминацией;

– количество гнезд обоих видов птиц с незавершенными кладками, как в биологическом центре, так и на периферии, то возрастает, то уменьшается, что в большой степени определяется интенсивной элиминацией незавершенных кладок;

– динамика количества гнезд с завершенными кладками проявляется в увеличении их численности до периода вылупления птенцов;

– увеличение количества гнезд с завершенными кладками и низкая интенсивность их элиминации по сравнению с незавершенными кладками, позволяет сделать вывод об их ведущей роли в формировании пространственно-временной структуры колониального поселения птиц. На основании данных (1988 – 2007 гг.) определены средние даты основных этапов в жизни поливидовых колоний птиц оз. Курлады (табл.1).

Таблица 1

**Основные события в жизни поливидовой колонии птиц на примере размножения озерной чайки и черношейной поганки**

Название этапа	Месяц, декада								
	апрель			мая			июнь		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1. Прилет в район гнездования		○	□						
2. Появление первого яйца в колонии									
биологический			○		□				
центр				○		□			
периферия									
3. Массовая откладка яиц									
биологический			-----			-----			
центр					-----	-----	-----		
периферия						-----	-----	-----	
4. Появление первых птенцов									
биологический					○		○□		
центр									
периферия								□	

5. Массовое вылупление птенцов									
биологический							—	—	
центр							—	—	
периферия							—	—	—

Обозначения: ○ – озерная чайка; □ – черношейная поганка; |—| – интервал времени в жизни озерной чайки; |—| – интервал времени в жизни черношейной поганки.

Данные табл. 1 показывают, что сроки протекания основных событий, связанных с формированием пространственно-временной структуры и размножением озерных чаек и черношейных поганок, различаются у названных видов. Эти различия уменьшают напряженность межвидовых взаимоотношений и являются одной из предпосылок формирования поливидовой колонии на одной территории. Изучение пространственно-временной структуры поливидовой колонии птиц позволяет сделать следующие выводы:

- пространственно-временная структура поливидовой колонии птиц формируется по этапам;
- элементарной совокупностью гнезд в пределах колонии является микроколония;
- основными совокупностями организмов в пределах колониального поселения птиц являются биологический центр и периферия колонии.

#### ГЛАВА IV. ГНЕЗДОСТРОЕНИЕ

**Гнездование у озерных чаек.** Выбор территории для поселения колонии приводит к появлению реакции гнездостроения, которая стимулируется большими дозами эстрогенов. Из внешних факторов, влияющих на продуцирование этого гормона, большую роль играют специфические факторы: место для гнезда, гнездовой материал и активный самец (Дольник, 1971). По мнению С.П. Харитонova и В.А. Зубакина (1984), предпосылкой для строительства гнезда является формирование прочной пары. Определение парой места для гнезда – проявление активных форм борьбы за существование. Комплекс этологических реакций завершается постройкой гнезда. Его роль в цикле размножения птиц описана в литературе (Михеев, 1957; Болотников, Шураков, Каменский, 1974).

В существующих литературных источниках указаны, как правило, размеры гнезд озерных чаек (Дементьев, Гладков, Спангенберг, 1951; Михеев, 1957; Мальчевский, 1981; Шкляров, Никифоров, 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983; Самородов, 1986), но не дан анализ изменчивости основных их параметров и не проводилось сравнение гнезд из центра и периферии колонии.

По данным 1988 г., средний диаметр гнезда озерной чайки в центре колонии – 33,1 см, на периферии – 42,3 см, диаметр лотка, соответственно, был равен 16,3 и 15 см (различия статистически достоверны при  $t = 2,3$ ;  $p < 0,05$ ), высота гнезда – 12,8 см и 14,5 см (различия статистически достоверны при  $t = 2,02$ ;  $p < 0,05$ ), глубина лотка – 4,7 см и 5,4 см (различия статистически недостоверны ( $t = 1,4$ )). Тенденция увеличения размеров гнезд от центра к периферии колонии проявилась и в последующем, на материале последующих лет исследований.

Размеры гнезд озерных чаек из разных участков колониального поселения измерялись при гнездовании птиц в районе очистных сооружений в 2003г. Данные, полученные при измерении гнезд с завершёнными кладками, приведены в табл. 2 и 3.

Данные 2003г. доказывают различия в размерах гнезд из разных участков колонии. Проявляется тенденция увеличения диаметров гнезда, высоты гнезда и глубины лотка от биологического центра к периферии. Диаметры лотка, по данным 2003г., больше для гнезд биологического центра. Однако статистическая достоверность различий между гнездами центра и периферии выявлена по большему и меньшему диаметрам гнезда, при значениях  $t = 2,3$ ,  $p < 0,05$  (для большего диаметра гнезда) и  $t = 3,9$ ,  $p < 0,001$  (для меньшего диаметра гнезда).

Увеличение диаметров гнезда на периферии колонии по сравнению с центром объясняется меньшей плотностью гнездования. Эта особенность носит адаптивный характер, т.к. гнезда большего диаметра на периферии колонии имеют большую устойчивость к высоким дозам действия абиотических факторов среды. Увеличение внутренних размеров гнезд из биологического центра колонии может быть связано с большими размерами тела насиживающих птиц, большим количеством яиц и их размерами.

Таблица 2

**Размеры гнезд озерной чайки (завершённые кладки из биологического центра колонии, 2003г.)**

№ п/п	Параметр гнезда		n	$\bar{X}$ , см	m	min	max
1	Диаметр гнезда	наибольший	34	37,3	1,27	29	60
		наименьший	34	33,0	1,03	23	45
2	Диаметр лотка	наибольший	34	19,2	0,19	17	22
		наименьший	34	18,0	0,28	16	20
3	Глубина гнезда		34	5,3	0,17	4	7,5
4	Высота гнезда		34	14,8	0,55	7	23

Таблица 3

**Размеры гнезд озерной чайки (завершенные кладки с периферии колонии, 2003 г.)**

№ п/п	Параметр гнезда		n	$\bar{X}$ , см	m	min	max
1	Диаметр гнезда	наибольший	10	41,8	1,44	40	52
		наименьший	10	38,6	1,01	30	42
2	Диаметр лотка	наибольший	10	18,7	0,38	18	20
		наименьший	10	18,4	0,41	16	20
3	Глубина гнезда		10	5,45	0,18	4,5	6
4	Высота гнезда		10	15,9	0,89	10	19

**Размеры гнезд черношейной поганки из биологического центра и периферии колонии.** В литературе указаны размеры гнезд черношейной поганки (Михеев,1957; Караев,1991; Мальчевский,1981; Гордиенко,1983; Мальчевский, Пукинский, 1983) и состав строительного материала (Гордиенко,1983). Однако не приводятся данные о размерах гнезд в зависимости от положения в колонии и о степени изменчивости основных параметров. По нашим данным (1988–1996 гг.), черношейные поганки строят гнезда из тростника и нескольких видов гидрофитов. Средний диаметр гнезда (данные 1988г., табл.4) в центре колонии составил 34,2см, а на периферии – 30,9см при статистически достоверных различиях ( $t = 2,3$ ;  $p < 0,05$ ).

Таблица 4

**Размеры гнёзд черношейной поганки (завершенные кладки , 1988г.)**

Часть колонии	n	Диаметр гнезда, см		Диаметр лотка, см		Высота гнезда, см		Глубина лотка, см	
		$\bar{X}$	m	$\bar{X}$	m	$\bar{X}$	m	$\bar{X}$	m
Биологический центр	14	34,2	1,14	11,1	0,73	6,3	0,26	3,7	0,16
Периферия	21	30,9	0,84	10,9	0,46	5,83	0,28	3,8	0,29

Различия в остальных характеристиках гнезд статистически не достоверны. Среднее значение диаметра лотка в центре колонии – 11,1см, а на периферии – 10,9см, высоты гнезда соответственно - 6,3см и 5,8см, а глубины лотка – 3,7см и 3,8см.

**Увеличение размеров гнезд черношейной поганки при завершении кладки.** Гнездо черношейной поганки к моменту откладки первого яйца имеет практически плоскую надводную часть. Первое из отложенных яиц находится на поверхности гнезда и может частично погрузиться в воду.

В процессе откладки яиц происходит увеличение размеров гнезда. Оно приобретает форму, способствующую собиранию яиц под телом насиживающей птицы. Увеличение размеров гнезд из биологического центра колонии изучалось на материале 1989г. при гнездовании черношейных поганок в зоне покоя, а также в 2002г., при размещении колонии в районе очистных сооружений. Анализ данных, полученных при измерении гнезд озерных чаек и черношейных поганок из биологического центра и периферии колонии, а также в момент откладки первого яйца и при завершении кладки, позволяет сделать следующие выводы:

- размеры гнезд увеличиваются на этапе периода яйцекладки;– увеличение параметров гнезд (диаметров гнезда, лотка, высоты гнезда и глубины лотка) происходит в разной степени за время завершения кладки;
- параметры гнезд из биологического центра и периферии колонии могут различаться на статистически достоверном уровне;
- у озерной чайки увеличение размеров гнезд происходит от центра к периферии, а у черношейной поганки – в обратном направлении;
- различия в размерах гнезд разных участков колонии носят адаптивный характер.

## **ГЛАВА V.ТЕМП И ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ОТКЛАДКИ ЯИЦ**

**Темп откладки яиц у озерной чайки.** Сочетание экологических условий и физиологических процессов приводит, например, к такому явлению, как темп откладки яиц во время гнездовой жизни. Эта характеристика изучалась на примере грача (Рашкевич, Добровольский, 1953; Рустамов, Мустафеев, 1958; Птушенко, Иноземцев, 1968; Шураков, 1978), нескольких видов поганок (Гордиенко, 1983), озерной чайки (Климова, 1984) и сизой чайки (Борисов, 1989). Описание темпов откладки яиц у разных видов, позволило выявить два варианта кладок: кладки, в которых яйца появляются с интервалом, близким к 24 часам, и кладки с увеличенным интервалом между откладкой яиц. Такие интервалы регистрировались в начале, середине или конце процесса яйцекладки. Первый вариант кладок был назван ритмичным, а второй – аритмичным (Шураков, 1978). В возникновении аритмичного варианта откладки яиц определенную роль играют погодные условия (Микляева, 1998). Темп откладки яиц озерной чайкой изучался при размножении птиц этого вида в зоне покоя (1988–1990гг.) и в районе очистных сооружений (2002–2006гг.). При ежедневном осмотре гнезд получены данные, приведенные в табл. 5.

Из данных таблицы видно, что в 1988г. было выявлено 3 варианта яйцекладки для гнезд с завершенной кладкой в 2 яйца и 5 вариантов для трехъяйцевых кладок. Такое же количество вариантов зарегистрировано при изучении размножения птиц в 1989г. Среди двухъяйцевых кладок самые распространенные варианты, как в центре, так и на периферии колонии – 11 и 101. Кладки из трех яиц чаще

представлены вариантами: 111, 1101, 10101, которые обнаруживались как в центре, так и на периферии колонии.

Таблица 5

**Темп откладки яиц озерной чайки при размножении в зоне покоя (оз. Курлады)**

Темп яйцекладки	1988 г.				1989 г.			
	Биологический центр		Периферия		Биологический центр		Периферия	
	n	%	n	%	n	%	n	%
Двухъяйцевые кладки								
11	5	26,32	4	17,39	8	17,02	4	21,05
10001	1	5,26	–	–	–	–	–	–
1001	2	10,53	1	4,35	2	4,26	–	–
101	–	–	1	4,35	8	17,02	5	26,32
Трехъяйцевые кладки								
111	2	10,53	5	21,74	8	17,02	–	–
1011	2	10,53	3	13,04	3	6,38	2	10,53
1101	2	10,53	5	21,74	8	17,02	2	10,53
10101	3	15,79	1	4,35	9	19,15	4	21,05
11001	2	10,53	1	4,35	1	2,13	1	5,26
100101	–	–	1	4,35	–	–	1	5,26
10011	–	–	1	4,35	–	–	–	–

Завершенные кладки озерных чаек, как и других видов птиц, бывают ритмичными и аритмичными. Из двухъяйцевых кладок, по данным 1988г., ритмичных кладок в биологическом центре – 62,5%, на периферии – 66,67%. По трехъяйцевым кладкам данные следующие: на долю ритмичных кладок в биологическом центре приходится 18,18%, а на периферии – 29,41%. По всей выборке материала, для двух- и трехъяйцевых кладок получены следующие данные по ритмичности откладки яиц: в 1988г. на периферии колонии сформировалось 29,13% ритмичных кладок и 60,87% аритмичных, в биологическом центре, соответственно, 36,84% и 63,16%. Данные

1989г. следующие: на периферии ритмичных кладок 21,05%, аритмичных – 78,95%, в биологическом центре на долю ритмичных кладок приходится 34,04%, а аритмичных 65,96%. Таким образом, при изучении темпа откладки яиц выявлена изменчивость в этой характеристике: как в биологическом центре, так и на периферии колонии преобладает аритмичный вариант откладки яиц.

**Темп откладки яиц при размножении черношейной поганки.** При изучении темпа откладки яиц у черношейной поганки наблюдения проводились в колониях, размещавшихся в зоне покоя и в районе очистных сооружений оз. Курлады. Оба варианта размещения колонии черношейных поганок, связаны с гнездованием озерных чаек. Данные, полученные в 1988 и 1989 гг., приведены в табл.6. Завершенные кладки черношейной поганки, по данным 1988 и 1989 гг., состояли из двух-шести яиц. Каждый вариант кладки в зависимости от количества яиц был представлен ритмичными и аритмичными кладками.

Для гнезд с двумя яйцами в завершенной кладке зафиксированы ритмичные (11) и аритмичные (101) кладки. С увеличением количества яиц в гнезде возрастает количество вариантов яйцекладки. Так, для трехъяйцевых кладок выявлены три варианта в зависимости от темпа яйцекладки, для кладок из четырех яиц – 9 вариантов, для кладок из пяти яиц – 7, а для шестияйцевых гнезд – 2.

Уменьшение числа вариантов гнезд в зависимости от темпа яйцекладки в гнездах, содержащих шесть яиц, может быть связано с низкой частотой встречаемости таких кладок: в 1988г. – 1 гнездо, а в 1989 г. – два гнезда с завершенной кладкой из шести яиц.

Таблица 6

**Темп откладки яиц у черношейной поганки (Оз. Курлады, 1988 и 1989 гг.)**

Темп яйцекладки	1988 г.				1989 г.			
	Биологический центр		Периферия		Биологический центр		Периферия	
	п	%	п	%	п	%	п	%
Двухъяйцевые кладки								
11	–	–	–	–	2	5,26	1	7,69
101	–	–	–	–	2	5,26	–	–
Трехъяйцевые кладки								
111	2	11,11	2	9,09	2	5,26	2	15,39
1101	–	–	–	–	–	–	1	7,69
10011	–	–	2	9,09	2	5,26	1	7,69



Продолжение табл.6

Четырехъяйцевые кладки								
1111	5	27,75	7	31,82	8	21,05	3	23,08
100111	—	—	—	—	1	2,63	—	—
11011	1	5,56	1	4,55	2	5,26	2	15,39
110101	—	—	—	—	1	2,63	—	—
1101	4	22,22	3	13,64	3	7,89	—	—
10111	2	11,11	2	9,09	5	13,16	—	—
110011	—	—	—	—	—	—	1	7,69
10101	—	—	1	4,55	—	—	—	—
1010011	—	—	1	4,55	—	—	—	—
Пятияйцевые кладки								
11111	—	—	—	—	4	10,53	—	—
111011	—	—	1	4,55	—	—	—	—
111101	1	5,56	1	4,55	1	2,63	1	7,69
1101101	—	—	—	—	1	2,63	—	—
110111	1	5,56	—	—	—	—	—	—
101111	—	—	—	—	1	2,63	—	—
1101011	1	5,56	—	—	1	2,63	1	7,69
Шестияйцевые кладки								
111111	—	—	1	4,55	2	5,26	—	—
1110111	1	5,56	—	—	—	—	—	—

**Адаптивный характер ритмичности и аритмичности откладки яиц.** Анализ данных по ритмичности откладки яиц озерной чайкой и черношейной поганкой показывает, что ритмичные и аритмичные кладки выявляются с высокой частотой при размножении видов во всех гнездовых биотопах. Ритмичные и аритмичные варианты откладки яиц характерны для гнезд как биологического центра,

так и периферии колонии. В силу вышесказанного можно заключить, что разный темп откладки яиц в пределах колониального поселения - это проявление изменчивости организмов, размножающихся в пределах одной колонии. Такой вариант изменчивости, заметный фенотипически во все годы исследований, имеет под собой, скорее всего наследственную основу, т.е. между самками, откладывающими яйца в ходе ритмичной или аритмичной кладки, могут быть генотипические различия.

При описании различий между организмами в пределах группы особей выявляется полиморфизм, возникновение которого связано с действием естественного отбора, сохраняющего совокупность организмов с определенными признаками. В процессе адаптивного преобразования популяций формируются гетерозиготный и адаптивный полиморфизм (Яблоков, 1987). Сопоставляя наличие в пределах колонии двух вариантов кладок с такой характеристикой совокупностей организмов, как полиморфизм, можно допустить, что ритмичность и аритмичность кладок птиц являются одним из видов полиморфизма. Сохранение полиморфизма связано с действием естественного отбора и объясняется адаптивным характером полиморфных различий в пределах группы особей. Адаптивность различий в темпе откладки яиц проявляется по отношению к физиологическим процессам организма самки, к достройке гнезда и вместе с тем является реакцией на изменяющиеся экологические условия, на фоне которых происходит откладка яиц. Процесс постепенной откладки яиц происходит на фоне достройки гнезда. Одновременно с этим увеличивается плотность насиживания, что снижает вероятность гибели яиц и гнезд.

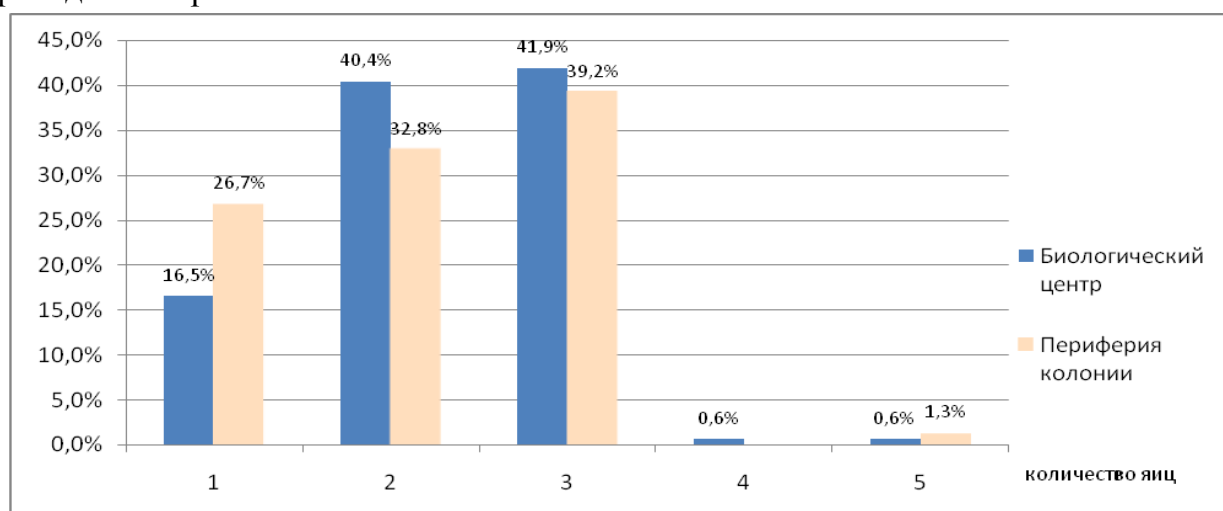
Таким образом, ритмичная или аритмичная кладки обеспечивают птицам возможность летать в период яйцекладки, накапливать вещества для построения яиц, постепенно достраивать гнездо и увеличивать плотность насиживания. Все названные события происходят на фоне изменяющихся условий окружающей среды, которые могут влиять на ритмичность яйцекладки.

**Величина завершенной кладки у озерной чайки.** По литературным данным, величина кладки озерной чайки составляет 3 яйца (Мальчевский, 1981) или от 1 до 5 яиц (Маматов, 1990). С.А. Шураков (1993) указывает, что на севере ареала средняя величина завершенной кладки 2,7. В доступной литературе не обнаружено данных о количестве яиц в центре и на периферии колонии.

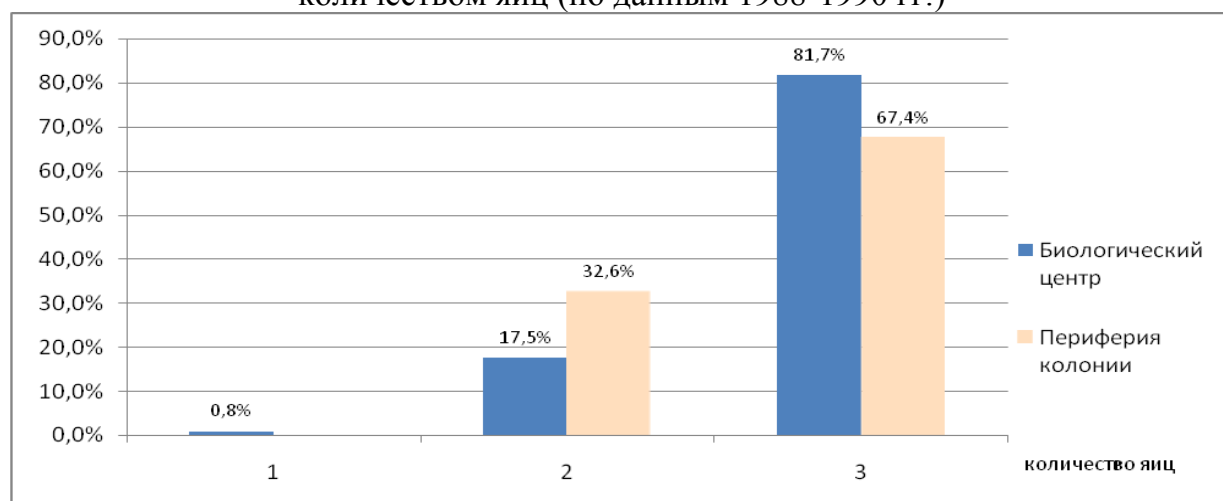
Процентное соотношение кладок озерной чайки, состоящих из разного количества яиц из гнезд биологического центра и периферии колонии, а также из разных участков оз. Курлады, представлено на рис. 7 и 8.

**Величина завершенной кладки черношейной поганки.** Завершенная кладка черношейной поганки состоит из 2 – 6 яиц (Мензбир, 1895, 1918; Михеев, 1957; Гордиенко, 1981, 1983; Подковыров, 1986). Величина завершенной кладки черношейной поганки изучена при формировании колонии в зоне покоя и в районе очистных сооружений. Сравнительный анализ доли гнезд с разной величиной завершенных кладок проведен при вычислении средних показателей, полученных по

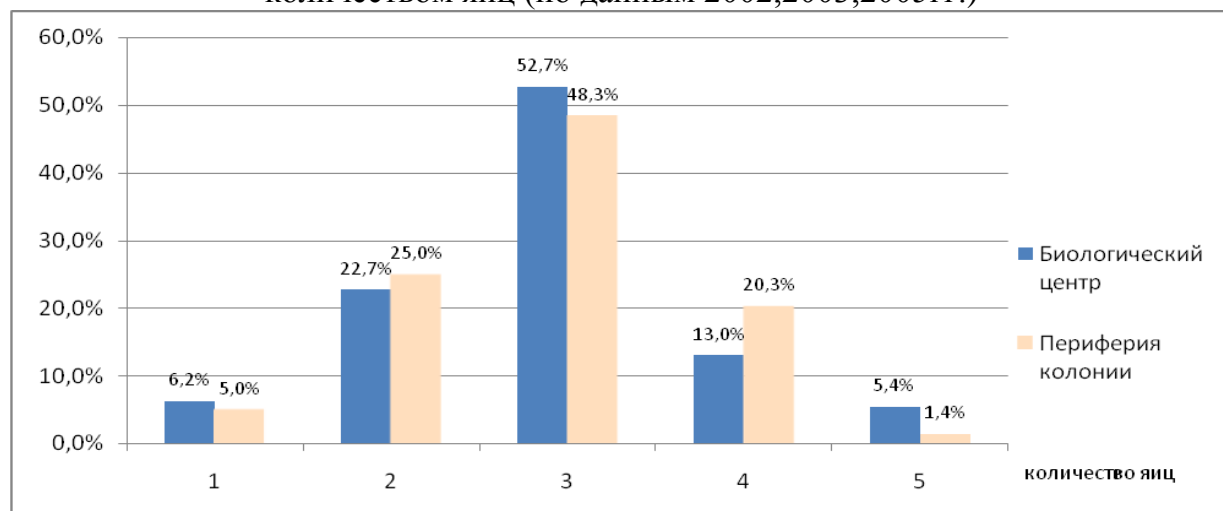
данным 1988–1990 гг., и данных последующих лет исследований. Результаты приведены на рис. 9 и 10.



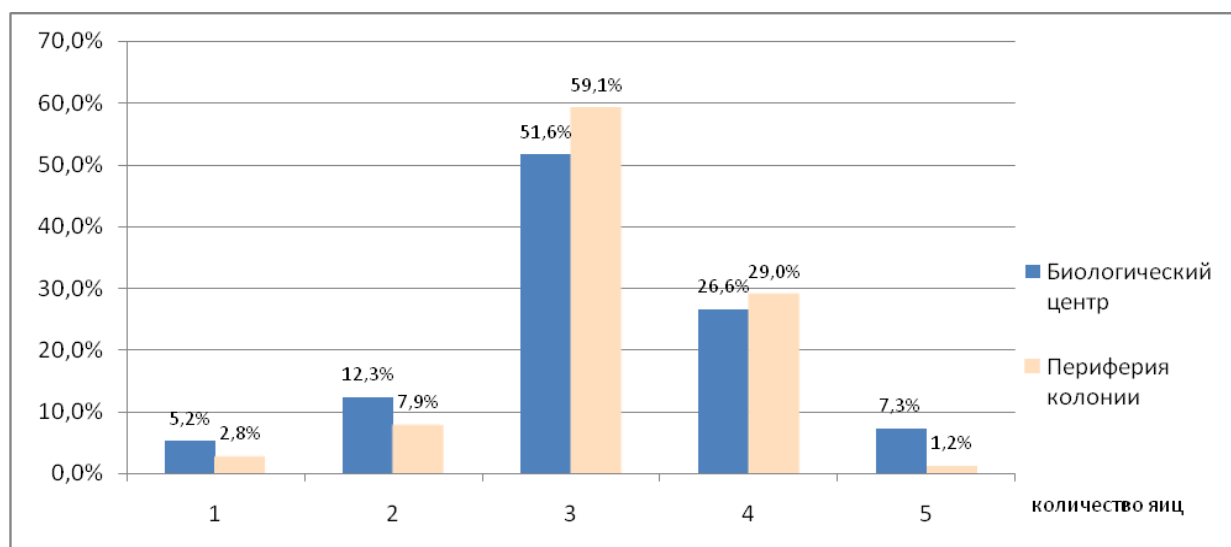
**Рис.7.** Процентное соотношение завершенных кладок озёрной чайки с разным количеством яиц (по данным 1988-1990 гг.)



**Рис.8.** Процентное соотношение завершенных кладок озёрной чайки с разным количеством яиц (по данным 2002,2003,2005гг.)



**Рис.9.** Процентное соотношение завершенных кладок черношейной поганки с разным количеством яиц (по данным 1988–1990 гг.)



**Рис.10.** Процентное соотношение завершенных кладок черношейной поганки с разным количеством яиц (по данным 2004–2006 гг.)

Изучение величины завершенных кладок озерной чайки и черношейной поганки с учетом размещения гнезд в пределах колониального поселения позволяет сделать следующие выводы:

- завершенная кладка озерной чайки состоит из 1–5 яиц, а черношейной поганки – из 2 – 6 яиц;
- величина завершенной кладки озерной чайки и черношейной поганки больше в гнездах биологического центра колонии;
- различия в величине завершенной кладки в гнездах биологического центра и периферии колонии, по-видимому, связаны с возрастными различиями птиц, гнездящихся в разных частях колониального поселения.

## ГЛАВА VI. МОРФОЛОГИЯ ЯИЦ

В орнитологии морфологический подход находит широкое использование при изучении раннего онтогенеза, что в сочетании с анализом экологической ситуации позволяет на оологическом материале изучать микроэволюционные процессы (Климов, 1990), оценивать пространственную структуру вида у птиц (Опыт оценки пространственной структуры вида методами оологической фенетики (на примере грача), 1990), а также проводить эколого-ооморфологическую оценку состояния популяции птиц (Венгеров, 1991). Морфологические признаки яйца подвержены географической, хронографической, биотопической и возрастной изменчивости (Венгеров, 1999). В качестве объектов для проведения эколого-морфологических исследований используются многие виды птиц. Внимание орнитологов привлекают виды, переживающие в настоящее время, как увеличение, так и сокращение численности, осваивающие новые местообитания и адаптирующиеся к изменяющимся условиям окружающей среды. К числу таких видов относится и озерная чайка (*Larus ridibundus*).

**Масса яиц.** Для оценки яиц исследуемых видов в качестве одного из критериев выбрана масса яиц. Это комплексный показатель, который связан с массой тела

насиживающей птицы (Шмидт-Ниельсен, 1987). Масса яиц, отложенных самкой, влияет на выводимость птенцов (Конева, 1969; Звонова, Шахнова, 1973), жизнеспособность потомства (Быховец, Булах, 1967) и на уровень смертности птенцов (Сыроечковский, 1975; Злочевская и др., 2000; Hörak P, Mänd R., Ots I., 1997). Известно, что масса яиц может уменьшаться с увеличением их порядковых номеров (рангов) (Болотников и др., 1985). В литературе приведены сведения о средней массе яиц озерной чайки (Иогансен, 1907; Дементьев, Гладков, Спангенберг, 1951; Болотников, Каменский, 1988; Маматов, 1990). Масса яиц озерной чайки изучалась в зависимости от ранга (Семенова, 1986). Однако, анализируя этот показатель, авторы не приводят данные об изменчивости массы яиц в зависимости от ранга и положения в структуре колонии. При изучении массы яиц озерной чайки с учетом порядкового номера в гнезде и положения гнезда в структуре колонии получены данные, приведенные в табл. 7 и 8.

Таблица 7

**Масса яиц озерной чайки (Оз. Курлады, 1990г.)**

Участок колонии	Порядковый номер яйца	n	$\bar{X}$ , г	m	V %	min	max
Периферия	1	65	33,75	0,38	8,97	28,0	42,4
	2	21	34,4	0,48	6,41	30,2	38,8
	3	4	34,95	1,28	7,31	31,5	37,6
Биологический центр	1	29	35,18	0,55	8,45	29,5	41,4
	2	11	33,76	0,73	7,14	28,6	37,9
	3	4	34,9	0,93	5,31	32,3	36,3

Таблица 8

**Масса яиц озерной чайки (Оз. Курлады, 2002г.)**

Участок колонии	Порядковый номер яйца	n	$\bar{X}$ , г	m	V%	min	max
Биологический центр	1	36	36,12	0,42	7,03	29,5	41,5
	2	32	36,13	0,34	5,29	32,5	40,5
	3	26	35,55	0,37	5,29	31,0	38,6
	4	1	35,50	—	—	—	—
Периферия	1	13	32,64	0,47	5,21	29,2	35,6
	2	10	32,62	0,55	5,37	29,1	34,8
	3	5	32,36	0,91	6,27	28,6	34,2

Анализируя полученные результаты, можно прийти к выводу о том, что средняя масса яйца озерной чайки уменьшается с увеличением порядкового номера. Эта особенность проявляется для гнезд биологического центра и периферии колонии. По средним величинам масса яиц из гнезд биологического центра больше, чем из гнезд периферии колонии. Различия статистически достоверны.

Масса яиц черношейной поганки также изучена с учетом порядкового номера яйца и положения гнезда в структуре колонии. Некоторые результаты приведены в табл. 9 и 10.

Таблица 9

**Масса яиц черношейной поганки (Оз.Курлады, 1990г.)**

Участок колонии	Порядковый номер яйца	n	$\bar{X}$ , г	m	V %	min	max
Биологический центр	1	32	21,19	0,37	9,83	16,1	25,3
	2	33	21,34	0,31	8,42	17,8	25,1
	3	25	21,9	0,29	6,83	18,6	24,5
	4	15	21,73	0,33	5,85	19,5	23,2
	5	1	20,4	—	—	—	—
Периферия	1	12	20,09	0,35	5,99	18,3	22,5
	2	12	20,33	0,46	7,83	18,2	23,4
	3	11	20,16	0,99	5,02	18,5	21,5
	4	4	20,08	0,35	3,42	19,0	20,9

В литературе показано, что молодые домашние курицы несут более мелкие яйца (Hall, Marble, 1931; Clark, 1940; Анорова, 1958, 1960, 1966; Larionow, 1958; Филоненко, Столяр, 1973). Изменение массы и размеров яиц с увеличением возраста доказано на пингвинах (Richdale, 1957), северокавказских индейках (Конева, Третьяков, 1971). Объем и вес яйца увеличивается с возрастом у чайковых (Онно, Бугаев, Горяйнова, 1977; Nisbet, 1978; Coulson, Dyncan, Thomas, 1982).

Сопоставляя данные, полученные нами, с литературными, можно заключить, что центр колонии заселяется особями старшего возраста, а на периферии селятся птицы младшего возраста. Это подтверждается также данными по объему яиц озерной чайки (Тарасов, 1978). Кроме этого, ряд ученых доказал, что от возраста птицы зависит положение гнезда в колонии (Coulson, Potts, Horobin, 1969; Ryder, 1980).

Масса яиц черношейной поганки (Оз. Курлады, 1991г.)

Участок колонии	Порядковый номер яйца	n	$\bar{X}$ , г	m	V %	min	max
Биологический центр	1	65	22,01	0,18	6,59	18,9	24,9
	2	53	21,82	0,22	7,36	17,8	24,8
	3	42	21,57	0,25	7,59	17,7	25,0
	4	31	21,71	0,29	7,68	18,9	25,0
	5	10	20,84	0,5	7,56	18,8	23,7
Периферия	1	44	20,49	0,22	6,99	16,7	23,0
	2	25	20,85	0,26	6,25	18,8	24,1
	3	17	20,77	0,35	7,01	18,0	23,9
	4	10	21,02	0,45	6,73	19,1	23,5
	5	4	21,30	0,56	5,23	19,6	22,8
	6	2	20,95	—	—	19,7	22,2

Обобщая фактический материал по внутриколонияльной изменчивости массы яиц черношейной поганки и озерной чайки, можно сделать выводы:

- яйца обоих видов различны по массе не только в пределах кладки, но и в зависимости от положения гнезда в колонии;
- масса яиц из кладок центра выше на статистически достоверном уровне;
- степень изменчивости массы яйца также выше для кладок из центра колонии.

## ГЛАВА VII. ХАРАКТЕРИСТИКА НЕСПЕЦИФИЧЕСКОГО ИММУНИТЕТА В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ КОЛОНИАЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ

### Содержание лизоцима в яйцах озерной чайки и черношейной поганки.

Получены данные о содержании лизоцима в белковой оболочке яиц обоих видов, которые позволяют судить об уровне неспецифической резистентности яиц.

Для подобных выводов использованы данные по концентрации лизоцима в белковой оболочке, т.к. на ранних этапах онтогенеза лизоциму принадлежит ведущая роль в обеспечении иммунитета, на средних и поздних стадиях в работу включаются дополнительные механизмы иммунитета, а концентрация лизоцима существенно снижается (Бугаков, Василюк, 1974; Образцова, Мельник, 1976; Урюпина, 1983). Результаты наших исследований приведены в табл.11 и 12. В числителе приведены данные 1989г., а в знаменателе - данные 1990г.

Таблица 11

## Содержание лизоцима в белке яиц озерной чайки (1989 /1990г.)

Положение в колонии, номер, компонент	n	$\bar{X}$ , мг/мл	m	min	max
Биологический центр					
Первые:					
жидкий белок	$\frac{19}{21}$	$\frac{5,51}{10,89}$	$\frac{0,82}{0,80}$	$\frac{0,9}{3,1}$	$\frac{12,2}{15,3}$
густой белок	$\frac{17}{19}$	$\frac{4,35}{10,53}$	$\frac{0,61}{0,83}$	$\frac{1,2}{3,85}$	$\frac{9,2}{15,3}$
Третьи:					
жидкий белок	$\frac{1}{4}$	$\frac{4,6}{12,6}$	$\frac{-}{0,94}$	$\frac{-}{9,4}$	$\frac{-}{14,65}$
Периферия					
Первые:					
жидкий белок	$\frac{18}{20}$	$\frac{4,2}{14,47}$	$\frac{0,62}{0,62}$	$\frac{1,5}{2,77}$	$\frac{10,7}{20}$
густой белок	$\frac{12}{18}$	$\frac{5,54}{13,26}$	$\frac{0,84}{0,65}$	$\frac{1,5}{6,25}$	$\frac{13,8}{18}$
Третьи:					
жидкий белок	$\frac{1}{2}$	$\frac{3,05}{15,05}$	$\frac{-}{-}$	$\frac{-}{-}$	$\frac{-}{-}$
густой белок	$\frac{1}{2}$	$\frac{3,05}{18,06}$	$\frac{-}{-}$	$\frac{-}{-}$	$\frac{-}{-}$

Таблица 12

## Содержание лизоцима в белке яиц черношейной поганки (1989 /1990г.)

Положение в колонии, номер, компонент	n	$\bar{X}$ , мг/мл	m	min	max
Биологический центр					
Первые:					
жидкий белок	$\frac{18}{16}$	$\frac{1,81}{2,36}$	$\frac{0,35}{0,17}$	$\frac{0,1}{1,5}$	$\frac{4,7}{3,9}$
густой белок	$\frac{17}{20}$	$\frac{2,03}{2,29}$	$\frac{0,29}{0,15}$	$\frac{0,9}{1,5}$	$\frac{5,2}{3,9}$
Четвертые:					
жидкий белок	$\frac{11}{7}$	$\frac{5,24}{1,91}$	$\frac{0,51}{0,21}$	$\frac{1,5}{1,5}$	$\frac{7,7}{3,1}$
густой белок	$\frac{11}{8}$	$\frac{5,21}{2,16}$	$\frac{0,48}{0,32}$	$\frac{3,05}{0,75}$	$\frac{7,7}{3,9}$



Периферия					
Первые:					
жидкий белок	$\frac{8}{1}$	$\frac{5,56}{4,6}$	$\frac{0,48}{-}$	$\frac{4,0}{-}$	$\frac{7,7}{-}$
густой белок	$\frac{6}{1}$	$\frac{3,21}{2,7}$	$\frac{0,54}{-}$	$\frac{1,5}{-}$	$\frac{4,6}{-}$
Четвертые:					
жидкий белок	$\frac{5}{1}$	$\frac{5,65}{2,3}$	$\frac{0,81}{-}$	$\frac{3,05}{-}$	$\frac{7,7}{-}$
густой белок	$\frac{5}{1}$	$\frac{4,53}{2}$	$\frac{0,33}{-}$	$\frac{3,05}{-}$	$\frac{4,9}{-}$

Анализ материала позволяет сделать следующие выводы:

- концентрация лизоцима различна в густом и жидком белках яиц разного временного ранга и изменяется в зависимости от положения кладки в колонии;
- степень изменчивости признака концентрация лизоцима в белке выше в центре колонии;
- сопоставляя материал о продолжительности инкубации, содержании лизоцима и морфологии яиц можно заключить, что в центре колонии птицы откладывают яйца с большей массой, меньшим содержанием лизоцима и более длительным периодом инкубации, что характерно для птиц старшего возраста;
- повышение уровня неспецифического иммунитета в раннем онтогенезе изучаемых видов достигается увеличением концентрации лизоцима в белковой оболочке.

## ГЛАВА VIII. ЭКОЛОГО-ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СУЩЕСТВОВАНИЯ ПОЛИВИДОВОЙ КОЛОНИИ ПТИЦ

**Состав поливидовой колонии птиц.** В пределах колонии, как в центре, так и на периферии, среди гнезд озерной чайки располагаются гнезда или группы гнезд черношейной поганки. Для озерной чайки это объясняется стремлением построить свое гнездо ближе к гнезду соседней птицы (Харитонов, 1989; Patterson, 1965). Возможно, это относится и к черношейной поганке как колониально гнездящемуся виду. Визуально в пределах колонии удастся выделить чистые группировки гнезд обоих видов. По данным 1991-1995 гг., они составляют от 1/3 до 1/4 от общего количества гнезд в колонии. Озерная чайка располагает гнезда на заломах тростника или сплавинах. Большинство гнезд черношейной поганки располагается около гнезд озерной чайки. При этом гнезда обоих видов могут соприкасаться.

Так формируются смешанные группировки. Часть гнезд черношейных поганок закрепляется среди зарослей тростника, что приводит к формированию однородных по составу группировок. Озерная чайка, в отличие от черношейной поганки, при выборе места для гнезда предпочитает открытые участки. Это, возможно, связано с тем, что озерная чайка садится на гнездо с воздуха, а черношейная поганка с воды.

Открытое расположение гнезда озерной чайки компенсируется покровительственной окраской яиц и птенцов.

**Формирование границ колонии.** При описании границ колониального поселения птиц следует учитывать, что границы существуют как на плоскости, так и в пространстве. Границы колонии на плоскости в геометрическом отношении представляют собой линию, ограничивающую территорию, занятую гнездами. Место прохождения этой границы зависит от размещения гнезд по периферии колонии, что в свою очередь определяется характером размещения тростниковой растительности. По нашим данным, в центре колонии на 1 м<sup>2</sup> располагается, в среднем около 100 растений тростника, а на периферии эта величина снижается до 20 экземпляров (данные 1988 г.). Снижение плотности растений затрудняет выбор места для постройки гнезда. В итоге в биологическом центре гнезда озерной чайки располагаются на заломах тростника, а на периферии не только на заломах тростника, но и на сплавинах, что часто приводит к разрешению гнезд. По данным 1988 г., элиминация кладок озерной чайки в центре колонии достигает 30%, а на периферии – около 68%. Указанное соотношение погибших кладок отмечалось и в последующие годы. Распределение гнезд черношейных поганок зависит от распределения гнезд озерных чаек, а так же от наличия тростника. Для черношейной поганки, как и для озерной чайки, отмечается увеличение интенсивности элиминации гнезд при движении от биологического центра к периферии колонии. На периферии колонии возможна групповая элиминация, вызванная резкими изменениями погоды. Так, в мае 2006 г., в результате резкого усиления ветра, погибли все гнезда черношейной поганки, сформировавшиеся на периферии колонии.

Учитывая характер перемещения птиц, расстояние, с которого птицы реагируют на приближение хищника, можно охарактеризовать пространственное расположение границ колонии: нижняя граница – плоскость с гнездами птиц, верхняя граница – плоскость, в пределах которой перемещаются птицы над колонией и боковая граница в виде искривленной поверхности, проходящей от нижней плоскости к верхней, при этом площадь верхней плоскости больше. Сопоставляя результаты наблюдений за перемещением птиц, можно прийти к выводу о том, что границы колонии, формирующиеся в пространстве гнездового биотопа, очерчивают усеченный конус.

Границы колониального поселения не являются стабильными: с увеличением количества гнезд в пределах колониального поселения может происходить смещение границ колонии. В этом процессе особую роль играет формирование периферии колониального поселения, т.к. на этой стадии формирования колонии гнезда располагаются на новых участках в пределах гнездового биотопа. На процесс размещения границы колонии влияет так же процесс элиминации. Так, в случае групповой элиминации на периферии колонии, границы приближаются к территории биологического центра.

Расположение границ поливидовой колонии птиц в большей степени определяется озерной чайкой. Это связано со следующими причинами: озерная чайка

первой приступает к размножению в пределах формирующейся колонии, распределение гнезд озерными чайками влияет на распределение гнезд черношейных поганок, а так же с тем, что социальную функцию защиты выполняет в поливидовой колонии озерная чайка.

**Биоценотические взаимоотношения озерной чайки и черношейной поганки.** Совместное обитание разных видов птиц на одной территории в репродукционный период сопровождается их сопряженной эволюцией. К результатам этого явления относятся выработка определенной системы пространственно-временных и экологических связей между разными видами, а также возникновение механизмов, снижающих напряженность межвидовой конкуренции (Кошелев, 1991).

Виды, занимающие территорию колонии, вступают в межвидовые взаимоотношения. В.Н. Беклемишев (1951), анализируя взаимоотношения организмов в природе, предложил выделять в биоценотических отношениях несколько типов связей. К взаимоотношениям озерной чайки и черношейной поганки, на наш взгляд, относятся следующие:

1. Прямые топические связи. Два вида, поселяясь на одной территории, совместно переживают гнездовой период. Гнездостроительная деятельность озерной чайки создает благоприятные условия для гнездования черношейной поганки. Названный вид связей проявляется в двух вариантах: как обитание в пределах одной колонии и как непосредственный контакт между гнездами. Второй вариант прямых топических связей характерен не для всех птиц, входящих в колонию. Прямые топические связи между озерной чайкой и черношейной поганкой могут временно прекращаться при изменении условий среды. Так, переселение озерных чаек в район слива отстойных вод привело к тому, что черношейные поганки в течение нескольких лет не гнездились с озерными чайками.

2. Прямая фабрическая связь. Проявляется в том, что пары озерных чаек могут использовать при постройке гнезда в качестве основания гнезда черношейных поганок. Это происходит даже в том случае, если в гнезде черношейной поганки уже отложены яйца. Используемое гнездо постепенно затапливается, а кладка черношейной поганки гибнет. Описанные события являются редкими: 1–2 случая за сезон размножения.

3. Прямая форическая связь. Предполагает переселение организмов. Например, в 1991г. в начале гнездового периода произошло переселение колонии озерных чаек к противоположному берегу озера. Вслед за озерными чайками туда же переселились черношейные поганки.

По мнению Н.С. Гордиенко (1977), успех гнездования черношейных поганок в большей степени зависит от взаимоотношений с озерной чайкой. Анализ биоценотических отношений, которые устанавливаются между озерной чайкой и черношейной поганкой, позволяет заключить, что прямые топические и форические связи, в отличие от прямой фабрической, приводят к уменьшению интенсивности элиминации гнезд, снижение вероятности которой повышает устойчивость колонии как биологической системы и создает условия для совместного обитания видов.

### **Микроклиматические различия в пределах поливидовой колонии.**

Измерения, проведенные на оз. Курлады в разных участках колонии, но в одно время суток доказали наличие различий по температуре воды, воздуха, скорости ветра и относительной влажности воздуха. Так, 19.05.06 г. в 12 часов получены следующие данные для субколоний, пронумерованных с севера на юг. В указанную дату зарегистрирован северо-западный ветер, переносящий тёплые воздушные массы от места слива очищенной воды на другие участки. В итоге максимальная температура воды и воздуха отмечена в районе субколонии № 1, а минимальные показатели – на территории, занятой субколонией № 4, и открытом пространстве озера. Скорость ветра при перемещении вдоль колониального поселения с севера на юг сначала уменьшалась, а затем возрастала. Уменьшение скорости ветра при перемещении от субколонии № 1 к субколонии № 4 связано с наличием тростниковой растительности, которая уменьшала скорость движения воздушных масс.

На открытом пространстве озера скорость ветра была 16,7 м/с, а на территории субколоний – 3,8 м/с и 9,8 м/с. При низкой скорости ветра, которая не улавливалась ручным анемометром, также отмечены микроклиматические различия. Так, 02.06.06 г. в 15 ч 00 мин максимальные температуры воды и воздуха отмечены в районе субколонии № 1, а при движении к открытому пространству озера показатели уменьшались. Если в изменении температуры воды, воздуха и скорости ветра выявляются некоторые закономерности, то относительная влажность воздуха существенно различается даже на соседних участках.

Различия в изучаемых метеорологических показателях проявляются также в пределах одной субколонии при сравнении результатов измерений в ее центре и на периферии. Так, 24.05.06 г. в 12ч.00мин. получены следующие результаты. Температура воды в центре субколонии № 4 составляла +24,6°C, у северной границы субколонии – +19,6°C, а у южной – +23,6°C. Различия в температуре воды оказались менее существенные: центр субколонии – +17,3°C, у северной границы – +18,0°C, а на юге субколонии – +17,5°C. Различия в температуре воды и воздуха проявились при существенной разнице в скорости ветра: на границах с субколонией скорость ветра – 4,2 м/с, а в центре – 2,7 м/с. В это же время скорость ветра на открытом пространстве озера составляла 9,4 м/с.

В пределах выделяемых субколоний зафиксированы суточные изменения метеорологических показателей. Так, например, 03.06.06 г. при изучении микроклиматических особенностей в пределах субколонии № 1 получены следующие результаты. В 6 ч.00мин. в центре субколонии температура воды составляла +17,0°C, а 9 ч 00 мин – +17,0°C, к 12 ч 00 мин поднялась до +19,0°C, к 15 ч.00мин. – до +24,0°C. К 18ч.00мин. отмечено снижение температуры воды до +20°C, а к 21ч.00мин. этот параметр составил +18,0°C. Температура воздуха повышалась до +24,8°C (15 ч 00 мин) с +17,6°C (6 ч.00мин.). В течение дня в большинстве случаев температура воды и воздуха на территории субколонии № 1 была выше этих показателей на открытом пространстве озера.

Анализ микроклиматических различий в пределах колониального поселения сопоставлен с последовательностью формирования колонии. По данным 1992 – 2007 гг., первые гнезда появляются на территории субколоний 1, 2, 3. Этот процесс начинался в третьей декаде апреля. Субколония № 4 формируется в конце мая.

Таким образом, в пределах поливидового колониального поселения птиц выявляются микроклиматические различия, заключающиеся в разнице температур воды и воздуха, относительной влажности воздуха и скорости ветра.

#### **Особенности экологических условий в районе очистных сооружений.**

Лабораторные исследования показали, что в районе очистных сооружений объемная активность радона-222 не превышает допустимый уровень, как и объемная активность радионуклида цезий-137. Результаты измерений суммарной активности альфа-излучающих радионуклидов показали, что по этому параметру нарушаются нормативные требования. Анализ донных отложений подтвердил, что максимальная активность определяется природным радионуклидом калием-40. Гамма-фон соответствует радиационному фону г. Челябинска и его окрестностей.

#### **Этологические аспекты существования поливидовой колонии.**

Общественный образ жизни животных оказался эффективным способом максимализации индивидуальной приспособленности (Дьюсбери, 1981). Дж.Эйзенберг (1965) выдвинул следующие критерии, которым должно удовлетворять организованное сообщество: сложная система коммуникаций, специализация, стремление членов общества держаться вместе, постоянство состава, затрудненный доступ для особей того же вида, не являющихся членами данной группы. Известно, что созданию организованных сообществ способствует ряд факторов: защита от хищников, повышение конкурентной способности, буферность по отношению к факторам среды, повышение эффективности питания, проникновение в новые экологические ниши, повышение эффективности размножения, повышение выживаемости детенышей, большая стабильность популяций и изменение окружающей среды (Klopfer, 1974; Wilson, 1975). Некоторые из названных факторов достаточно четко проявляются в жизни изучаемой колонии.

Защита от хищников: названная функция колониального поселения связана с реализацией территориального поведения, которое по мнению В.К. Рябицева (1993) направлено на защиту участка обитания или какой-то его части от вторжения особей своего вида. Территориальное поведение птиц выступает в качестве механизма, обеспечивающего регуляцию плотности, численности и пространственной структуры популяции. Пернатые хищники, по данным В.А. Зубакина (1977), играют большую роль в жизни колоний и вызывают их уплотнение. В жизни изучаемой колонии реальную опасность для потомства озерных чаек и черношейных поганок представляют луни, серебристые чайки и человек. В течение дня луни залетают на территорию колонии от 4 до 6 раз. Посещения колонии серебристыми чайками происходили гораздо чаще, что связано с их высокой численностью. На вторжение в колонию хищников озерные чайки и черношейные поганки реагируют по-

разному. Защита колонии от вторжения хищников – социальная функция озерных чаек. В колонии есть сторожа – отдельные особи озерных чаек, находящиеся в удалении от колонии. При потенциальной опасности эти птицы издают громкий крик, услышав который птицы в колонии изменяют поведение. Озерные чайки поднимаются в воздух и кружатся над колонией. Нападение на врага предпринимают несколько особей. Если хищник залетает на территорию колонии, то его дружно изгоняют, преследуя за пределами поселения. Если в колонии оказывается человек, то на него нападают одна–две птицы, пикируя с громким криком. Остальные чайки беспокойно летают над гнездами. Совершается до 5 атак на человека, если они безрезультатны, птицы начинают занимать гнезда.

Поведение черношейных поганок в этой ситуации иное. Услышав сигнал опасности, издаваемый озерной чайкой, черношейные поганки закрывают кладки строительным материалом. После этого они покидают колонию и плавают на открытом пространстве, постоянно издавая свистящие звуки. Агрессивного поведения никогда не проявляют. Если колония посещается через 3-5 минут после подачи сигнала озерной чайкой, то черношейные поганки успевают закрыть кладки. При внезапном посещении колонии черношейные поганки оставляют кладки не закрытыми и под водой уплывают из колонии. Покинув территорию колонии, птицы громко кричат, пытаются вернуться в гнезда. Значит, в смешанной колонии озерных чаек, черношейных поганок и некоторых других птиц защитную функцию выполняют озерные чайки. Защищая свои кладки, эти птицы защищают кладки черношейных поганок и других видов птиц.

В соответствии с каталогом типов агрессивного поведения (Мойер, 1968, 1976) поведение озерных чаек – это агрессия при раздражении и защита территории, а поведение вторгающихся на территорию колонии – агрессия хищника. Агрессивное поведение, защищающее кладки от хищников, – этологическая адаптация, существенно снижающая элиминацию кладок. Одним из этологических эффектов совместного проживания организмов в колонии, по нашему мнению, является социальное облегчение, состоящее в том, что поведение одной особи влияет на поведение другой. При этом может повышаться вероятность или степень проявления той или иной формы поведения (Дьюсбери, 1981). Социальное облегчение имеет место при строительстве гнезд. Особи старшего возраста, приступая к постройке гнезд раньше, стимулируют своим поведением молодых. Такую категорию социального облегчения Дж. Зайонц (1965) назвал эффектом аудитории. По мнению В.А. Зубакина (2006) совместное гнездование взаимно стимулирует размножение особей колониального вида, а также колонии притягивают ряд неколониальных видов, которые гнездятся в колонии с большей плотностью. Следовательно, поведенческие реакции организмов в колонии как надорганизменной системе снижают элиминацию, а значит, являются адаптацией. Н.К. Благосклонов (1991) писал, что роль поведения велика, т.к. поведение – самый лабильный из адаптивных признаков высших позвоночных животных с широким диапазоном изменчивости.

Изучение эколого-этологических аспектов существования поливидовой колонии птиц показало, что в колониальном поселении устанавливаются также биоценотические взаимоотношения между гнездящимися видами, формируются пространственно-временная структура и микроклиматические различия. Совместное размножение видов в составе поливидовой колонии обеспечивается механизмами, уменьшающими напряженность межвидовых взаимоотношений. На всех этапах существования колониального поселения проявляются этологические особенности, обеспечивающие выбор места для колонии и гнезда в ее пределах, а также защиту колонии от вторжений хищников.

Таким образом, изучение эколого–этологических аспектов существования поливидовой колонии птиц позволяет прийти к следующим выводам:

- в составе поливидовой колонии птиц отмечается гнездование нескольких видов, которые могут быть отнесены к доминирующим или сопутствующим видам;
- формирование границ поливидовых колоний птиц является результатом взаимодействия группы птиц с экологическими условиями гнездового биотопа;
- между видами, входящими в состав поливидовой колонии птиц устанавливаются на период размножения биоценотические взаимоотношения;
- в пределах колониального поселения птиц выявляются микроклиматические различия: в биологическом центре колонии оптимальнее дозы действия абиотических факторов среды;
- для поливидовой колонии птиц выявлены этологические аспекты, повышающие устойчивость поливидовой колонии птиц к внешним воздействиям и уменьшающие напряженность межвидовых и внутривидовых взаимоотношений.

## **ГЛАВА IX. БИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА ЧЕРНОШЕЙНОЙ ПОГАНКИ И ОЗЕРНОЙ ЧАЙКИ**

**Уменьшение массы яиц в процессе инкубации.** Уменьшение массы яиц в процессе инкубации изучалось у сизой чайки (Беликов, 1974), деревенской ласточки (Шураков, Петухов, 1978а), береговой ласточки (Маркс, 1981), кукушки (Смогоржевский, Смогоржевская, 1981) и чайковых (Самородов, 1982). В ходе исследований установлено достоверное уменьшение массы яйца за определенный период инкубации. Интерес к проблеме изменения массы яиц за период инкубации связан с двумя основными аспектами: – по характеру и степени уменьшения массы яиц можно судить о ходе развития зародыша в яйце; – данные по уменьшению массы яиц в процессе инкубации доказывают необходимость использовать свежие яйца птиц при описании их массы.

Изучение изменения массы яиц озерной чайки при гнездовании на оз. Курлады в 1988г. позволило получить результаты, представленные в табл. 13.

Уменьшение массы яиц озерной чайки (Оз. Курлады, 1988г.)

Участок колонии	Порядковый номер яйца	n	$\bar{X}$ , %	m	min	max
Биологический центр	1	20	11,37	0,69	8,00	18,42
	2	15	13,03	0,37	9,09	19,63
	3	20	12,23	0,37	9,25	14,55
Периферия	1	15	10,43	0,86	5,85	15,07
	2	13	10,08	0,94	6,85	17,89
	3	9	10,72	0,84	3,34	14,65

Анализ данных по уменьшению массы яиц в период инкубации позволяет сделать выводы:

- в процессе инкубации яйца озерных чаек уменьшаются по массе на 10,08%–13,62% по средним величинам;
- уменьшение массы яиц разного порядкового номера в определенной степени обусловлено положением гнезда в структуре колониального поселения;
- на величину изменения массы яйца в процессе инкубации влияют его величина, структурные особенности скорлупы и другие причины;
- минимальные и максимальные показатели уменьшения массы яиц могут обуславливать элиминацию эмбрионов.

#### **Длительность инкубации яиц черношейной поганки и озерной чайки.**

Сопоставляя данные о длительности инкубации яиц, массе и содержанию лизоцима в белковой оболочке, мы констатируем, что увеличение длительности инкубации яиц отмечается на фоне увеличения их массы и содержания лизоцима в белковой оболочке. Сравнение длительности инкубации яиц с их массой и содержанием лизоцима в белке свидетельствует о гетерогенности яиц разного порядкового номера и в зависимости от положения гнезда в структуре колонии. Увеличение длительности инкубации яиц отражает степень проявления такого способа эволюции онтогенеза, как эмбрионизация. В итоге названный способ эволюции индивидуального развития проявляется в большей степени у озерной чайки для первых яиц в гнездах как биологического центра, так и периферии. В сравнительном аспекте из гнезд биологического центра и периферии колонии в большей степени эмбрионизация проявляется для яиц из биологического центра. У черношейной поганки степень эмбрионизации онтогенеза проявляется в большей степени для яиц из гнезд биологического центра. Анализ данных по длительности инкубации яиц изучаемых видов позволяет сделать выводы:



- яйца озерной чайки и черношейной поганки гетерогенны по длительности инкубации;
- длительность инкубации яиц изменяется в зависимости от порядкового номера яйца в гнезде и положения гнезда в структуре колониального поселения;
- длительнее инкубируются яйца в гнездах биологического центра колонии;
- у озерной чайки, в отличие от черношейной поганки, проявляется статистически достоверное увеличение длительности инкубации первых яиц в гнездах по сравнению с последними;
- увеличение длительности инкубации яиц отмечается на фоне статистически достоверного увеличения их массы и меньшей концентрации лизоцима в белковой оболочке.

**Относительная масса 0-суточных птенцов.** Для птенцов озерной чайки этот показатель изменялся в пределах от 62,71 % до 80% (данные 1988 г.), для черношейной поганки в этот же год исследований получены значения от 63,56 % до 80,0%. По этой характеристике выявляются межвидовые различия, а также проявляется связь между порядковым номером птенца и положением гнезда в пределах колонии.

**Длительность и порядок вылупления птенцов озерной чайки и черношейной поганки.** В ходе наблюдений установлены различия в этой характеристике с учетом порядковых номеров птенцов, положения гнезда в структуре колонии и видовой принадлежности. Наблюдениями установлено, что порядок вылупления птенцов соответствует порядку появления яиц.

Анализ данных по биологическим аспектам раннего онтогенеза черношейной поганки и озерной чайки позволяет сделать выводы:

- ранний онтогенез колониальных видов птиц, протекающий в гнездах биологического центра и периферии колонии различается по интенсивности уменьшения массы яиц, длительности инкубации, ритмичности откладки яиц;
- 0-суточные птенцы озерной чайки и черношейной поганки гетерогенны по массе и метрическим характеристикам;
- различия между 0-суточными птенцами обоих видов птиц выявляются как в пределах одного гнезда, так и между птенцами из гнезд биологического центра и периферии колонии.

## **ВЫВОДЫ**

1. Предгнездовой период в жизни колониальных видов птиц включает события, влияющие на формирование пространственно-временной структуры поливидовой колонии птиц. К их числу относятся: неодновременность прилета птиц, как одного, так и разных видов, пространственное распределение птиц в гнездовом биотопе, выбор места для колонии и мест для размещения гнезда в пределах колониального поселения, защита территории, на которой формируется колония.

2. Формирование пространственно-временной структуры поливидовой колонии птиц происходит в соответствии со следующими этапами: моновидовой

биологический центр, поливидовой биологический центр, моновидовая периферия, поливидовая периферия. Моновидовая колония формируется в два этапа: моновидовой биологический центр и моновидовая периферия.

3. Элементарной группировкой гнезд колониальных видов птиц, размножающихся как в биологическом центре, так и на периферии колонии, является микроколония, которая включает гнездо-основатель микроколонии и периферические гнезда. Величина микроколонии и вариант распределения гнезд в ней зависят от времени формирования микроколонии и характера распределения надводной растительности.

4. Поливидовая колония птиц, как и моновидовая колония, является в возрастном отношении гетерогенной группой размножающихся птиц: в биологическом центре колонии поселяются птицы старшего возраста, а на периферии гнездятся птицы младшего возраста.

5. Возрастные различия между птицами, занимающими на гнездовой период разные участки в пределах колониального поселения, приводят к различиям в морфологии яиц, темпе откладки яиц, длительности инкубации и вылупления птенцов, а также в изменениях размеров гнезд и интенсивности их строительства, что носит адаптивный характер.

6. Гетерогенность яиц колониально гнездящихся видов проявляется в зависимости от порядкового номера и положения гнезда в пределах колонии. У озерной чайки выявляется уменьшение массы и размеров яиц от первых яиц к последним. У черношейной поганки не выявлено прямолинейной зависимости между массой, размерами яиц и их порядковым номером. Яйца обоих видов птиц гетерогенны по концентрации лизоцима в белковой оболочке, что определяет различный уровень иммунитета в раннем онтогенезе в зависимости от порядкового номера яйца и положения гнезда в колонии.

7. Виды птиц, размножающиеся в составе поливидовой колонии, вступают в биоценотические взаимоотношения, которые могут уменьшать напряженность межвидовых взаимоотношений или приводить к элиминации. Среди механизмов, снижающих напряженность межвидовых взаимоотношений между озерной чайкой, черношейной поганкой и другими видами гнездящихся птиц, выявлены различия в сроках гнездования, использование видами разных участков для строительства гнезд, хронологическая растянутость периода размножения, применение разных материалов для постройки гнезд.

8. В пределах поливидовой колонии птиц установлены различия по интенсивности элиминации, уровень которой зависит от порядкового номера яйца и положения гнезда в структуре колонии. Гнезда с периферии колонии элиминируются в большей степени по сравнению с гнездами из биологического центра.

9. Пространственно-временная структура поливидовых колоний птиц является вариантом групповой реакции птиц на действие экологических факторов среды, зависит от межвидовых и внутривидовых взаимоотношений и повышает устойчивость групп размножающихся птиц к экологическим факторам среды.

## Список работ, опубликованных по теме диссертации

### Монография:

1. Ламехов Ю. Г. Гнездовая жизнь озерной чайки и черношейной поганки на Южном Урале : моногр. / Ю. Г. Ламехов. – Челябинск : Изд-во Челяб. гос. пед. ун-та, 2008. – 240 с.

### Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК:

2. Ламехов, Ю.Г. Эколого-этологические аспекты существования поливидовой колонии птиц / Ю.Г. Ламехов // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 4. Естественные науки. – 2003. – №5. – С. 114–119.

3. Ламехов, Ю.Г. Основные параметры гнезд черношейных поганок и характер их распределения в гнездовом биотопе / Ю.Г. Ламехов, С.М. Овчинников // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 4. Естественные науки. – 2005. – № 6. – С. 122 – 127.

4. Ламехов, Ю.Г. Окраска и особенности химического состава скорлупы яиц озерной чайки / Ю.Г. Ламехов, Е.А. Серая, М.А. Мажухин // Вест. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 4. Естественные науки. – 2005. – № 6 – С. 127 – 134.

5. Ламехов, Ю.Г. Биология гнездовой жизни озерных чаек (*Larus ridibundus*) при обитании в разных группировках гнездового биотопа / Ю.Г. Ламехов // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 4. Естественные науки. – 2005. – № 7. – с. 242 – 255.

6. Ламехов, Ю.Г. Видовой состав птиц очистных сооружений / Ю.Г. Ламехов // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 4. Естественные науки. – 2006. – № 1. – С. 133-141.

7. Ламехов, Ю.Г. Микробиологические аспекты гнездовой жизни озерной чайки (*Larus ridibundus*, L., 1766) / Ю.Г. Ламехов // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. – 2006 – № 5.3 – С. 251 – 258.

8. Ламехов, Ю.Г. Темп и длительность откладки яиц при размножении озерной чайки / Ю.Г. Ламехов // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 4. Естественные науки. – 2008. – № 7. – С. 264–271.

9. Ламехов, Ю.Г. Величина завершенной кладки колониальных видов птиц на примере озерной чайки (*Larus ridibundus*, L., 1766) и черношейной поганки (*Podiceps nigricollis* C.L. Brehm., 1831) / Ю.Г. Ламехов // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. – 2008. – № 12 – С. 46–51.

10. Ламехов, Ю.Г. Предгнездовой период в жизни колониальных видов птиц на примере озерной чайки (*Larus ridibundus*, L., 1766) и черношейной поганки (*Podiceps nigricollis* C.L. Brehm., 1831) в лесостепной зоне Южного Зауралья / Ю.Г. Ламехов // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. – 2008. – № 10 – С. 202-208.

### Статьи в других изданиях:

11. Ламехов, Ю.Г. Некоторые характеристики яиц грача в условиях Челябинской области / Ю.Г. Ламехов, Б.Г. Петров // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1989. – С. 110–115.

12. Ламехов, Ю.Г. Гнездовая жизнь черношейной поганки в Челябинской области / Ю.Г. Ламехов // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1989 – С. 65–68.

13. Ламехов, Ю.Г. Гетерогенность яиц по содержанию лизоцима / Ю.Г. Ламехов, В.Н. Пожар // Гнездовая жизнь птиц.– Пермь, 1992 . – С. 63–65.
14. Ламехов, Ю.Г. Биология гнездовой жизни лысухи в лесостепной зоне Южного Урала / Ю.Г. Ламехов, В.Л. Щербакова // Гнездовая жизнь птиц.– Пермь, 1992.– С. 58–61.
15. Борисов, В.В. Серебристая чайка на Урале / В.В. Борисов, Н.А. Литвинов, Ю.Г. Ламехов // Серебристая чайка: распространения, систематика, экология.– Ставрополь, 1992.–С. 82–84.
16. Ламехов, Ю.Г. Некоторые вопросы гнездовой жизни черношейной поганки в лесостепной зоне Южного Урала / Ю.Г. Ламехов // Орнитологические исследования в Челябинской области. – Екатеринбург, 1993. – С. 67–69.
17. Ламехов, Ю.Г. Предгнездовой период в жизни колониальных видов птиц / Ю.Г. Ламехов // Фауна и экология птиц Челябинской области. – Миасс, 1996. – С. 59–62.
18. Ламехов, Ю.Г. К вопросу об иммунитете в раннем онтогенезе черношейной поганки / Ю.Г. Ламехов, О.Е. Шапошникова // Фауна и экология птиц Челябинской области. – Миасс, 1996 – С. 63–66.
19. Ламехов, Ю.Г. Характеристика гнезд колониальных видов птиц на примере озерной чайки и черношейной поганки / Ю.Г. Ламехов // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 4. Естественные науки – 1999.– № 3. – С. 131–141.
20. Ламехов, Ю.Г. Внутрипопуляционный полиморфизм сизых голубей города Челябинска / Ю.Г. Ламехов, Р.Ж. Абайдулин // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 4. Естественные науки. – 1999.– № 3. – С. 141 – 142.
21. Ламехов, Ю.Г. Морфология яиц колониальных видов птиц на примере черношейной поганки и озерной чайки / Ю.Г. Ламехов // Учен. зап. естеств.-технол. фак. ЧГПУ. – Челябинск, 2001.–С. 228–242.
22. Ламехов, Ю.Г. Длительность инкубации яиц у колониальных видов птиц на примере черношейной поганки и озерной чайки / Ю.Г. Ламехов // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 4. Естественные науки. – 2001.– № 4. – С. 100–105.
23. Ламехов, Ю.Г. Особенности видового состава и распределения птиц на озере Курлады / Ю.Г. Ламехов, И.П. Чухарева // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Серия 4. Естественные науки. – 2001. – № 4. – С. 163.
24. Ламехов, Ю.Г. Видовой состав птиц очистных сооружений / Ю.Г. Ламехов, А.В. Полищук // Полевые и экспериментальные биологические исследования.– СПб., 2006. – С. 90–97.
25. Ламехов, Ю.Г. Уровень радиационного фона в гнездовом биотопе поливидовой колонии птиц / Ю.Г. Ламехов, В.Е. Рыбакова // Полевые и экспериментальные биологические исследования. – СПб, 2006. – С. 98–103.
26. Ламехов, Ю.Г. Параметры яиц черношейных поганок в зависимости от откладки их в гнезда / Ю.Г. Ламехов, С.М. Овчинников // Полевые и экспериментальные биологические исследования. – СПб., 2006.– С. 104– 107.

27. Ламехов, Ю.Г. Биология гнездовой жизни черношейной поганки (*Podiceps nigricollis*) / Ю.Г.Ламехов // Биологические науки Казахстана. – 2007. – №4. – С.32–39.
28. Ламехов, Ю.Г. Морфология яиц озерной чайки (*Larus ridibundus*) как колониального вида птицы / Ю.Г. Ламехов // Естествознание и гуманизм. – Т.4. – №2.– 2007.– С. 21–23.
29. Ламехов, Ю.Г. Уменьшение массы яиц озерной чайки (*Larus ridibundus*) в процессе инкубации / Ю.Г. Ламехов // Естествознание и гуманизм. –2007. –Т.4., №4. – С. 87-88.
30. Ламехов, Ю.Г. Организация работы секции орнитологии научного общества учащихся / Ю.Г. Ламехов, Е.А. Ламехова // Вестн. Запорож. нац. ун-та. – Запорожье, 2008. – №1.– С. 146–151.
31. Ламехов, Ю.Г. Особенности колониального гнездования черношейной поганки в лесостепной зоне Южного Зауралья / Ю.Г. Ламехов // Беркут.– 2007. – Т.16, вып.2.–С. 187–194.
32. Ламехов, Ю.Г. Биология гнездовой жизни озерной чайки в лесостепном Зауралье / Ю.Г.Ламехов, А.И. Шураков // Экология и биоиндикация. – Запорожье, 2007. – Вып. 12, № 2.– С. 119–124.
33. Ламехов, Ю.Г. Биология гнездовой жизни колониальных видов птиц в лесостепной зоне Южного Зауралья / Ю.Г. Ламехов // Экология и биоиндикация. – Запорожье, 2008. – Вып. 13, № 1. – С. 90–95.
34. Ламехов, Ю.Г.Видовой состав птиц района очистных сооружений города Копейска / Ю.Г.Ламехов // Вестн. Мордов. ун-та. – №1. – 2009. – С. 130–131.
- Материалы и тезисы конференций :
35. Ламехов Ю.Г. К вопросу о раннем онтогенезе сороки обыкновенной в условиях Челябинской области / Ю.Г. Ламехов // Экология птиц Волжско-Уральского региона. – Свердловск, 1988. – С. 51–53.
36. Об оологических различиях в двух отдаленных друг от друга популяциях грачей / А.М. Болотников, Ю.Г. Ламехов, И.В. Марисова // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах: материалы Второго Всесоюз. совещ. – Липецк,1989. – Ч.1 – С.56–57.
37. Ламехов Ю.Г. Экология гнездовой жизни черношейной поганки / Ю.Г. Ламехов, А.М. Болотников // Распространение и фауна птиц Урала. – Свердловск, 1989. – С.56–57.
38. Ламехов Ю.Г. Озерная чайка в лесостепной зоне Южного Урала / Ю.Г. Ламехов // Распространение и фауна птиц Урала. – Свердловск, 1989. – С.54–55.
39. Ламехов Ю.Г.Фенотипическая гетерогенность раннего онтогенеза озерной чайки / Ю.Г. Ламехов // Материалы Всесоюз. научно-методического совещания зоологов педвузов. – Махачкала, 1990. – Ч.2. – С.143–144.
40. Значение эмбрионизации онтогенеза в эволюции птиц /А.М. Болотников, В.В. Борисов, Г.И. Дубась, Ю.Г. Ламехов // Материалы десятой Всероссийской орнитолог. конференции. – Минск, 1991. – Ч.1. – С.43–44.

41. Ламехов, Ю.Г. Биология гнездовой жизни черношейной поганки / Ю. Г. Ламехов // Материалы десятой Всероссийской орнитолог. конф. – Минск, 1991. – Ч.2. – С. 30–32.
42. Общебиологическое значение изучения оологических материалов / А.М. Болотников, Б.Г. Петров, В.В. Борисов, Ю.Г. Ламехов // Современные проблемы оологии: материалы первого Междунар. совещания– Липецк, 1993. – С.12–15.
43. Ламехов Ю.Г. О содержании лизоцима в яйцах черношейной поганки / Ю.Г. Ламехов, В.Н. Пожар // Современные проблемы оологии: материалы первого Междунар. совещания– Липецк, 1993. – С.88–89.
44. Ламехов Ю.Г. Этологические аспекты существования поливидовой колонии / Ю.Г. Ламехов // Материалы конференции по итогам научно-исследовательских работ преподавателей, сотрудников и аспирантов. – Челябинск, 1996. – С. 15–17.
45. Ламехов Ю.Г. Устойчивость поливидовой колонии к неблагоприятным воздействиям экологических факторов / Ю.Г. Ламехов // Тез. докладов третьей Международной и шестой Всероссийской научно-практической конференции.– Владимир, 1996. – С.177–178.
46. Ламехов Ю.Г. Роль экологических факторов в жизни поливидовой колонии птиц / Ю.Г. Ламехов // Тез. докладов краеведческой конференции. – Челябинск, 1997. – С. 177–179.
47. Ламехов Ю.Г. Особенности гнездовой жизни озерной чайки в лесостепной зоне Южного Урала / Ю.Г. Ламехов // Проблемы экологии и экологического образования Челябинской области. – Миасс, 1997. – С.23–27.
48. Ламехов Ю.Г. Экологическое краеведение в преподавании спецкурса «Орнитология» / Ю.Г. Ламехов // Проблемы экологии и экологического образования Челябинской области. – Миасс, 1997. – С.130–131.
49. Ламехов, Ю.Г. Особенности экологии озерной чайки в условиях г. Челябинска / Ю.Г. Ламехов, И.П. Чухарева // Проблемы экологии и экологического образования: состояние, пути решения. – Красноярск, 1998. – С. 85–87.
50. Ламехов, Ю.Г. Экологические аспекты колониальности у птиц в гнездовой период / Ю.Г. Ламехов // Материалы научно – практической конференции «Десятилетие природоохранной службы Российской Федерации». – Челябинск, 1998. – С.48–50.
51. Ламехов Ю.Г. Механизмы формирования биологического разнообразия в поливидовой колонии птиц / Ю.Г. Ламехов // Экологическая культура и безопасность России: материалы конференции – Челябинск, 1998. – С. 55–57.
52. Ламехов Ю.Г. Продолжительность инкубации яиц как параметр раннего онтогенеза птиц / Ю.Г. Ламехов // Материалы конференции по итогам научно-исследовательских работ профессоров, преподавателей, научных сотрудников и аспирантов университета за 1997 год. – Челябинск, 1998. – С. 121–122.
53. Ламехов Ю.Г. Биология гнездовой жизни озерной чайки в Челябинской области / Ю.Г. Ламехов // Проблемы экологии и экологического образования Челябинской области. – Челябинск, 1999. – С. 78.
54. Ламехов Ю.Г. Биологические аспекты раннего онтогенеза колониальных видов птиц / Ю.Г. Ламехов // Материалы конференции по итогам научно-исследовательских

работ профессоров, преподавателей, научных сотрудников и аспирантов университета за 1999 год. – Челябинск, 2000. – С. 80–81.

55. Ламехов Ю.Г. Эколого-этологические особенности озерных чаек при обитании в условиях г. Челябинска / Ю.Г. Ламехов, И.П. Чухарева // Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия: тез. и материалы IV регион. конф. – Оренбург, 2000. – С. 51–52.

56. Ламехов Ю.Г. Видовой состав колониального поселения птиц / Ю.Г. Ламехов // Материалы конференции по итогам научно-исследовательских работ профессоров, преподавателей, научных сотрудников и аспирантов университета за 2000г. – Челябинск, 2001. – С. 263–266.

57. Ламехов Ю.Г. Видовой состав и устойчивость колоний птиц к факторам среды / Ю.Г. Ламехов // Проблемы экологии и экологического образования Челябинской области. – Челябинск, 2001. – С.154–156.

58. Ламехов Ю.Г. Колония птиц как надорганизменная структура адаптивного характера / Ю.Г. Ламехов// Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды: материалы I регион. конференции. – Челябинск, 2001. – С.133–136.

59. Ламехов Ю.Г. Видовой состав и местонахождение колонии птиц в гнездовом биотопе /Ю.Г. Ламехов // Проблемы экологии и экологического образования Челябинской области. – Челябинск, 2001. – С. 108–110.

60. Ламехов Ю.Г. Адаптивный характер гнездовой жизни озерной чайки в антропогенном ландшафте / Ю.Г. Ламехов // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды: материалы II регион. конференции. – Челябинск, 2002. – С.93–98.

61. Ламехов Ю.Г. Сравнительный анализ биологии гнездовой жизни озерных чаек при обитании в различных группировках одного биотопа / Ю.Г.Ламехов // Материалы конференции по итогам научно-исследовательских работ преподавателей и научных сотрудников ЧГПУ за 2002г. – Челябинск, 2003. – С.175 – 178.

62. Ламехов Ю.Г. Особенности биологии гнездовой жизни колониальных видов птиц в условиях Западно-Сибирской равнины / Ю.Г. Ламехов //Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: материалы II Междунар. орнитолог. конференции – Улан-Удэ, 2003. – С. 67–68.

63. Ламехов Ю.Г. Изменчивость оологических параметров у колониальных видов птиц / Ю.Г. Ламехов // Актуальные проблемы оологии: материалы III Междунар. конф. стран СНГ. – Липецк, 2003 – С.65–66.

64. Ламехов Ю.Г. Адаптивный характер колониального гнездования озерных чаек и черношейных поганок /Ю.Г. Ламехов // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды: материалы Всероссийской научной конференции. – Челябинск, 2004. – С.280–289.

65. Ламехов Ю.Г. Гнездовая жизнь колониальных видов птиц / Ю.Г. Ламехов // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии. III Междунар. орнитолог. конф. – Улан-Удэ, 2006. – С. 74-76.

66. Ламехов Ю.Г. Биология гнездовой жизни черношейной поганки в антропогенном ландшафте / Ю.Г. Ламехов, С.М. Овчинников // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии. III Междунар. орнитолог. конф. – Улан-Удэ, 2006. –С. 164 – 165.
67. Ламехов Ю.Г. Биология гнездовой жизни колониальных видов птиц / Ю.Г. Ламехов // Орнитологические исследования в Северной Евразии: тез. XII Междунар. орнитолог. конференции Северной Евразии. – Ставрополь, 2006. –С. 306–307.
68. Ламехов Ю.Г. Параметры гнезд черношейных поганок при гнездовании в поливидовой колонии / Ю.Г. Ламехов, С.М. Овчинников // Орнитологические исследования в Северной Евразии: тез. XII Междунар. орнитолог. конференции Северной Евразии. – Ставрополь, 2006. –С. 398–399.
69. Ламехов Ю.Г. Окраска скорлупы яиц озерной чайки / Ю.Г. Ламехов, Е.А. Серая // Орнитологические исследования в Северной Евразии: тез. XII Междунар. орнитолог. конференции Северной Евразии. – Ставрополь, 2006. – С. 476–477.
70. Ламехов Ю.Г. Адаптивный характер разнокачественности гнезд и яиц черношейных поганок / Ю.Г. Ламехов, С.М. Овчинников // Популяционная экология животных: материалы междунар. конф. – Томск, 2006. – С. 307–308.
71. Ламехов Ю.Г. Механизмы устойчивости поливидовой колонии птиц к экологическим факторам среды / Ю.Г. Ламехов, А.И. Шураков // Популяционная экология животных: материалы междунар. конференции. – Томск, 2006. –С. 364–365.
72. Ламехов Ю.Г. Адаптивный характер поведения птиц в поливидовой колонии / Ю.Г. Ламехов // Адаптации биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды: материалы I Междунар. научно-практической конференции – Челябинск, 2006. – С. 196–197.
73. Видовой состав и особенности распределения птиц в районе очистных сооружений озера Курлады / Ю.Г. Ламехов, Е.Ф. Павленко, А.В. Полищук, С.М. Овчинников // Адаптации биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды. Материалы I Междунар. научно-практической конференции – Челябинск, 2006. – С. 197–199.
74. Ламехов Ю.Г. Видовой состав птиц района очистных сооружений на озере Курлады / Ю.Г. Ламехов // Проблемы биологии, экологии и образования. История и современность: материалы междунар. науч. конференции – СПб., 2006. – С. 81–82.
75. Ламехов Ю.Г. Гнездовая жизнь озерной чайки в лесостепи Южного Зауралья / Ю.Г. Ламехов // Экологические проблемы Зауралья. – Ишим, 2007. – С. 71–74.
76. Ламехов Ю.Г. Экологические особенности гнездования птиц в районе очистных сооружений озера Курлады / Ю.Г. Ламехов, Н.М. Лисун, Е.А. Серая // Экологические проблемы Южного Зауралья. – Ишим, 2007. – С. 74–77.
77. Ламехов Ю.Г. Гнездовая жизнь озерной чайки в лесостепной зоне Челябинской области / Ю.Г. Ламехов, А.И. Шураков // Материалы Всероссийской научно-практической конференции – Чебоксары, 2007. – С. 188–192.
78. Ламехов Ю.Г. К вопросу о статусе колонии птиц / Ю.Г. Ламехов // Актуальные проблемы биоэкологии. – М., 2008. – С. 40–41.



79. Ламехов Ю.Г. Масса 0-суточных птенцов озерной чайки как колониального вида птицы / Ю.Г. Ламехов // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. – Новосибирск, 2008. – Вып. 5. – С. 108–110.
80. Ламехов Ю.Г. Темп откладки яиц у озерной чайки / Ю.Г. Ламехов, А.И. Шураков // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. – Новосибирск, 2008. – Вып. 5. – С. 137–139.
81. Ламехов Ю.Г. Пространственно-временная структура колониального поселения озерной чайки (*Larus ridibundus*) / Ю.Г. Ламехов // Культура и образование как фактор развития региона. – Ишим, 2008. – С. 123–127.
82. Ламехов Ю.Г. Микроклимат в гнездовом биотопе поливидовой колонии птиц / Ю.Г. Ламехов, Е.Ф. Павленко, А.В. Полищук // Культура и образование как фактор развития региона. – Ишим, 2008. – С. 127–131.
83. Ламехов Ю.Г. К вопросу о формировании границ поливидовой колонии птиц / Ю.Г. Ламехов // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды. – Челябинск, 2008. – Т.1. – С. 233–235.
84. Ламехов Ю.Г. К вопросу о выборе места для гнездования озерными чайками / Ю.Г. Ламехов // Проблемы экологии и экологического образования Уральского федерального округа. – Челябинск, 2008. – С. 142–145.
85. Ламехов Ю.Г. Взаимоотношение между видами птиц в поливидовой колонии / Ю.Г. Ламехов, А.В. Полищук // Проблемы экологии и экологического образования Уральского федерального округа. – Челябинск, 2008. – С. 145–148.
86. Ламехов Ю.Г. Этологические аспекты существования поливидовой колонии птиц / Ю.Г. Ламехов // Современные проблемы экологии и экологического образования. – Орехово-Зуево, 2009. – С. 170–172.
87. Ламехов Ю.Г. К вопросу о структуре поливидовой колонии птиц / Ю.Г. Ламехов // Инновационные процессы в области химико-педагогического и естественно-научного образования. – Оренбург, 2009. – С. 84–86.
88. Ламехов, Ю.Г. Содержание лизоцима в белковой оболочке яиц колониальных видов птиц / Ю.Г. Ламехов // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: материалы II Междунар. науч. конференции. – Саранск, 2009. – С. 86–88.
89. Ламехов Ю.Г. К вопросу об экологии насиживания у черношейной поганки (*Podiceps nigricollis*) / Ю.Г. Ламехов, Н.А. Литвинов, С.В. Ганшук // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: материалы II Междунар. науч. конференции. – Саранск, 2009. – С. 86–88.
90. Ламехов Ю.Г. Использование сведений о факторах инкубации в раннем онтогенезе птиц при изучении зоологии / Ю.Г. Ламехов // Современные проблемы методики преподавания биологии, географии и экологии в школе и ВУЗе: традиции и инновации: сборник материалов междунар. научно-практ. конференции – М, 2010. – С. 138–139.